VOL.
11
1930

ACTA ZOOLOGICA

INTERNATIONELL TIDSKRIFT FÖR ZOOLOGI

UTGIVEN AV

NILS HOLMGREN

ELFTE ÅRGÅNGEN

VOL. 11 - 1930

UNDER MEDVERKAN AV

O. ABEL, Wien.
F. A. BATHER, London.
I. BOLIVAR, Madrid.
K. BONNEVIE, Oslo.
E. W. MC BRIDE, London.
A. BRINKMAN, Bergen.
O. CARLGREN, Lund.
C. E. MC CLUNG, Philadelphia.
E. G. CONKLIN, Princeton.
L. DOLLO, Bruxelles.
H. FEDERLEY, Helsingfors.
S. GOTO, Tokyo.
R. G. HARRISON, New Haven.
E. HEROUARD, Paris.
R. HERTWIG, München.
K. HESCHELER, Zürich.
J. HJORT, Oslo.
C. J. van der HORST, Johannesburg.
F. A. JANSSENS, Louvain.
J. B. JOHNSTON, Minneapolis.
C. U. ARIËNS KAPPERS, Amsterdam.
R. KOEHLER, Lyon.
C. A. KOFOID, Berkeley.
A. KROGH, København.
F. R. LILLIE, Chicago.
A. LUTHER, Helsingfors.
E. L. MARK, Cambridge, U. S. A.
TH. MORTENSEN, København.
H. F. OSBORN, New York.
H. PRZIBRAM, Wien.
P. RAMON Y CAJAL, Zaragoza.
S. RAMON Y CAJAL, Madrid.
E. REUTER, Helsingfors.
F. SARASIN, Basel.
C. PH. SLUITER, Amsterdam.
A. SMITH-WOODWARD, London.
H. G. STEHLIN, Basel.
H. WALLENGREN, Lund.
M. WEBER, Amsterdam.
C. J. WESENBERG-LUND, Hillerød.
W. M. WHEELER, Boston.
E. B. WILSON, New York.
F. ZSCHOKKE, Basel.

STOCKHOLM - ALBERT BONNIERS FÖRLAG

VOL
11
193

STOCKHOLM. ALB. BONNIERS BOKTRYCKERI 1930

VOL.
11
1930

INNEHÅLL.

ALLIS, Junior, EDWARD PHELPS: Concerning the Subpituitary Space and the Antrum petrosum laterale in the Dipnoi, Amphibia and Reptilia 1

NEUMAYER, L.: Die Entwicklung des Darms von Acipenser 39

SALOMON, M. I.: Considérations sur l'homologie de l'os lacrymal ches les Vertébrés supérieurs 151

CORRINGTON, JULIAN D.: Morphology of the Anterior Arteries of Sharks 185

BRALIS, A.: The Effect of Hyperthyroidisation on the Plumage of Carnivorous Birds 263

SCHWANWITSCH, B. N.: Studies upon the Wing-pattern of Prepona and Agrias. Two Genera of South-American Nymphalid Butterflies 289

SHANKLIN, WILLIAM MATHIAS: The Central Nervous System of Chameleon vulgaris 425

VOL
11
19

CONCERNING THE SUBPITUITARY SPACE AND THE ANTRUM PETROSUM LATERALE IN THE DIPNOI, AMPHIBIA AND REPTILIA

BY

EDWARD PHELPS ALLIS JNR

Menton. France.

VOL. 11 1930

CONTENTS:

Dipnoi 1
Amphibia 4
Urodela 4
Anura 7
Reptilia 16
Lacerta 16
Crocodilus 20
Chelonia 23
Ophidia 26
Discussion and conclusions 32

The probable homology of the so-called *processus oticus* of *Ceratodus* has recently been subject of discussion, and this has led me to reconsider the conditions in this part of the skull of this fish, and also those in the Amphibia and Reptilia. As in my several recent works, the polar and trabecular cartilages will be considered to be, respectively, the pharyngeal elements of the mandibular and premandibular arches, and the pretrigeminus and posttrigeminus portions of the lateral bounding wall of the *antrum petrosum laterale* of the Teleostomi to be, respectively, pretrigeminus and posttrigeminus branchial-ray bars developed in tissues derived from the branchial rays of the mandibular arch.

DIPNOI.

The conditions in this part of the skull of *Ceratodus* have been described in certain of my earlier works (ALLIS, 1914, 1919, 1928), but certain special features of the region must here be more fully considered. In a 17.8 mm embryo, GREIL (1913) shows the trabeculo-polar bars forming the lateral boundaries of a large so-called *fenestra basicranialis anterior* which is closed

toward the cranial cavity, throughout its entire length, by a membrane which extends from the dorsal surface of one trabeculo-polar bar to that of the other and encloses the hypophysis in a primitive membranous pituitary sac. This membrane is not described as such by GREIL and was doubtless considered by him to be simply the dura mater, but it certainly here forms the actual floor of the prechordal portion of the primitive cranium. Beneath this membrane and between the trabeculo-polar bars, there is a primarily extra-cranial space which later becomes reduced to the so-called *fenestra hypophyseos* by the fusion of the trabeculo-polar bars with each other immediately anterior to the hypophysis. This so-called *fenestra hypophyseos,* however, includes a subpituitary space, the two being completely confluent and the relations of the arteries to this space give important indications as to the conditions in Amphibia and Reptilia.

The efferent mandibular artery (first aortic arch) of this embryo of *Ceratodus* runs dorso-antero-mesially slightly postero-mesial to the hind edge of the quadrate, and ventro-mesial to that cartilage falls into the lateral dorsal aorta as that artery runs forward along the ventral surface of the parachordal plate. Anterior to this point, the lateral dorsal aorta becomes the internal carotid artery which, when it reaches the postero-lateral corner of the *fenestra basicranialis anterior,* turns upward slightly in that fenestra and immediately gives off a cross-commissural vessel which traverses the subpituitary space and falls into its fellow of the opposite side. The internal carotid artery then immediately gives off the *arteria palatina* and, slightly anterior to this, to two arteries called by GREIL the *arteria communicans cerebri* and *arteria orbitalis.* The *arteria palatina* runs forward along the ventral surface of the cranium to the ethmoidal region and somewhat corresponds in position to the *arteria orbito-nasalis* of the Teleostomi. The *arteria orbitalis* runs upward along the mesial surface of the trabeculo-polar bar and then crosses its dorsal surface, there being said to traverse together with the pituitary vein the so-called *foramen sphenotrabeculare* (GREIL, 1913, p. 1196); and the fact that this foramen is traversed by the pituitary vein seems to definitely establish that the foramen lies between the wall of the primitive membranous cranium and the trabeculo-polar bar and leads from the external surface of the cranium into the subpituitary space and not into the central cranial cavity. After giving off these two branches, the internal carotid artery is called by GREIL the *arteria cerebri anterior,* and it and the *arteria communicans cerebri* run forward mesial to the trabeculo-polar bar until they reach the region of the *foramen opticum.* There the *arteria cerebri anterior* gives off the *arteria centralis retinæ,* called by GREIL the *arteria ophthalmica,* and then together with the *arteria communicans cerebri* must perforate the wall of the primitive membranous cranium in the region of the *foramen opticum* and there for the first time enter the central cranial cavity.

The relations of this artery to the cranial wall thus resemble those of the artery of *Polypterus* and *Amiurus* and certain of the Teleostei, where it lies either external to the cranial wall or in that wall.

The quadrate in early stages of development is wholly independent of the trabeculo-polar bar, but it later fuses directly with that bar according to SEWERTZOFF (1902) and EDGEWORTH (1923), but according to DE BEER (1926) it first acquires articulation with the *processus basipterygoideus* (*basitrabecularis*, DE BEER) and later fuses with it. The dorsal end of the quadrate is considered by SEWERTZOFF to be the homologue of the *processus palatobasalis* (*orbitalis*) of the Selachii, but by EDGEWORTH and DE BEER to be the homologue of the *processus basalis* of the Amphibia and Reptilia, and there is question as to these two processes being homologous.

VOL. 11 1930

The space included between the *processus ascendens* and *processus oticus* laterally, the lateral wall of the chondrocranium mesially and the *processus basalis* and *processus basipterygoideus* ventrally is the *antrum petrosum laterale* of the fish and was fully described in my earlier works above referred to. Because of the nerves and blood vessels that traverse it, this antrum of *Ceratodus* is certainly the homologue of, or at least contains the space formed in *Amia* by the trigemino-facialis chamber together with the lateropituitary and atriopituitary spaces. The so-formed space of *Amia* will therefore be hereafter referred to as the antrum of the fish, and because of its homology with the antrum of *Ceratodus* I formerly considered the skeletal bounding walls of the two to be homologous. The relations of the efferent mandibular artery to the lateral walls of these two antra, however, later led me to doubt their being homologous (ALLIS, 1929), and the present work tends to confirm this, but does not definitely establish the homology of the so-called *processus oticus* of *Ceratodus*.

SCHMALHAUSEN in 1923 came independently to the conclusion that the antra of *Amia* and *Ceratodus* are homologous and he considered this to indicate, as I formerly did, that the bounding walls of the two antra must also be homologous. The lateral wall of the antrum of *Amia* is said by him to be of cranial origin and this would seem to indicate that he considered the lateral wall of the antrum of *Ceratodus*, formed by the *processus oticus*, to be of similar origin, but his statements are not definite as to this. What he says is (p. 548): "Wie bei Amia, so auch bei Lepidosteus, artikuliert das Palatoquadratum mit Hilfe eines besonderen Fortsatzes vorn mit dem Boden der Trigemino-facialiskammer. Wenn wir uns vorstellen, dass statt der Artikulation eine Verwachsung eintritt, so werden wir dieselben Beziehungen finden, welche für die Dipnoer und die Tetrapoda charakteristisch sind." The special process of the quadrate of *Lepidosteus* here referred to by SCHMALHAUSEN is the dorso-mesial one of two flanges that project posteriorly from the hind edge of the quadrate and corresponds to that part of the

quadrate of *Amia* that lies dorso-postero-mesial to the *processus metapterygoideus* (ALLIS, 1923 a). This process of the quadrate of *Lepidosteus* was called by PARKER (1881) the pedicle and is called by EDGEWORTH (1925) the basal connection (*processus basalis?*), but it and its homologue in other fishes will hereafter be referred to as the *pars metapterygoidea quadrati.* This part of the quadrate of *Amia* approaches somewhat closely the lateral wall of the *antrum petrosum laterale* of that fish, but I have never noticed articulation with it. If either it or the corresponding part of the quadrate of *Lepidosteus* were to fuse with the lateral wall of the antrum, as SCHMALHAUSEN suggests, that wall would be separated into dorsal and ventral portions, the dorsal portion forming the lateral wall of the antrum of *Ceratodus* and the ventral portion its floor. The *processus metapterygoideus* would lie definitely lateral to the lateral wall of this antrum and separated from it by the *musculus levator arcus palatini.* This process could not therefore, at this period, take any part in the formation of the lateral wall of the antrum, and yet SCHMALHAUSEN considers it to be the homologue of the *processus oticus* of *Ceratodus,* which actually forms the skeletal lateral wall of the antrum of that fish. The *processus basalis* of *Ceratodus* would, as SCHMALHAUSEN suggests, be formed in some part at least by the lateral wall of the antrum of *Amia.* This will be further considered after describing the conditions in *Rana.*

DE BEER says that the trigemino-facialis chamber of *Amia* is not the homologue of the antrum of *Ceratodus,* and that the walls of the two chambers are analogous and not homologous, the lateral wall of the chamber of *Amia* being of cranial origin and that of *Ceratodus* of visceral origin. The *processus oticus* of *Ceratodus* is said to be the homologue of the *processus metapterygoideus* of *Amia,* but no suggestion is made as to what represents, in *Ceratodus,* the lateral wall of the trigemino-facialis chamber of *Amia.*

In *Protopterus* the *commissura prefacialis* is present, the antrum of this fish thus apparently being the exact homolgue of that of the Urodela.

AMPHIBIA.

Urodela.

In the Urodela, the parachordal of either side is said by GAUPP (1905) to first chondrify in three sections, an anterior prootic one usually called the Balkenplatte, a posterior occipital one and a lateral mesotic. The prootic and occipital portions lie close against the notochord and become connected by a narrow band of cartilage which also lies against the notochord, the mesotic portion lying lateral to the latter band and separated from it by an intervening longitudinal opening. The occipital portions of opposite sides become

connected by a wide band of cartilage and the anterior ends of the prootic portions by a transverse bar of cartilage which lies slightly anterior to the tip of the notochord. The narrow longitudinal band of cartilage that connects the prootic and occipital portions of each side then aborts and a large *fenestra basicranialis posterior* is formed which is quite certainly closed by membrane, although this is not so stated. The bar of cartilage that connects the anterior ends of the prootic portions of the parachordals is called by GAUPP the *crista sellaris,* and is considered by him to be the homologue of the *dorsum sellæ* of the Selachii. It forms the anterior edge of the parachordal plate and its dorso-anterior edge is said to extend forward toward the base of the *plica encephali ventralis.* No independent *cartilago acrochordalis* is described, but it has probably fused with the *commissura transversa.* If this be so, the crista cannot be the homologue of the *dorsum sellæ* of the Selachii, for the latter is formed by the *commissura transversa* alone (ALLIS, 1928). The *crista sellaris* of the Urodela forms, in early embryos, the anterior boundary of the *fenestra basicranialis posterior* and also the posterior boundary of the *fenestra basicranialis anterior,* but in later stages the crista is resorbed and the two fenestræ are said to fuse with each other to form a large *fenestra basicranialis communis.* This, however, applies only to the fenestra in the cartilaginous skeleton, for the *fenestra basicranialis posterior* remains closed by membrane which forms the floor of this part of the primitive membranous cranium.

The trabecular and polar cartilages of either side are completely fused with each other in the earliest embryos described by GAUPP to form a continuous trabeculo-polar bar. These bars lie in the plane of the parachordal plate and their hind ends fuse with the anterior end of that plate. Immediately anterior to the plate the bars diverge slightly and then converge, meeting and fusing with each other in the median line immediately anterior to the hypophysis to there form the *trabecula communis.* The hypophysical fenestra is therefore triangular in shape with the point directed forward. Nothing is said of a membrane closing it toward the central cranial cavity, but it quite certainly exists, as it does in *Ceratodus,* and the space immediately beneath it is, as in the latter fish, a subpituitary space completely fused with the hypophysial fenestra. This subpituitary space is of my Type I, as it is in *Ceratodus,* for neither the *nervus abducens* nor the *ramus palatinus facialis* traverse it. The internal carotid artery runs upwards, in early embryos, through the postero-lateral corner of the *fenestra hypophyseos,* but later becomes enclosed in a foramen by the enveloping growth of the bounding cartilages. The further course of the artery and its relations to the cranium are not given, but it probably runs forward between the trabeculo-polar bar and the overlying portion of the primitive cranial wall, as will be later described in *Rana.*

VOL. 11 1930

The pituitary vein is shown by DE BEER (1926), in a transverse section through the head of a tadpole of *Salamandra maculosa*, lying dorsal to the *trabecula* and ventral to the *pila prootica*, and apparently entering the cranial cavity, but it is probable that it enters the subpituitary space as it apparently does in *Ceratodus*.

The efferent mandibular artery has largely aborted, but it is said by DE BEER to be represented in *Chryptobranchus* and *Salamandra* by a delicate artery which runs upward and forward postero-mesial to the quadrate.

The *pila prootica* is said by DE BEER to rise from the basal plate and to lie in the primitive cranial wall between the *fenestræ prootica* and *metoptica*. The *pila metoptica* forms the anterior boundary of the *fenestra metoptica* and the posterior boundary of the *foramen opticum*, and also lies in the primitive cranial wall, but as that wall has fused with the dorsal surface of the trabeculo-polar bar the pila fuses secondarily with that bar and has the appearance of arising from it. Between this pila and the *pila prootica* the *fenestra metoptica* is bounded ventrally by that part of the trabeculo-polar bar that forms the lateral bounding wall of the subpituitary space and hypophysial fenestra, the membranous cranial wall here fusing with the dorsal surface of the trabeculo-polar bar before extending mesially to form the roof of the subpituitary space.

The *fenestra prootica* is bounded ventrally by the parachordal plate, and a *commissura prefacialis* is said by both GAUPP and DE BEER to separate it into *foramina prooticum* and *faciale*. The otic capsule grows forward to such an extent that it fuses with the *commissura prefacialis*, that commissure then forming the anterior portion of the mesial wall of the capsule. The *nervus facialis* therefore has, in early embryos, the appearance of traversing the cavity of the otic capsule, but the floor of the capsule later grows forward dorsal to the nerve, the nerve then lying in a canal between the *commissura prefacialis*, the otic capsule and the parachordal plate.

The quadrate chondrifies independently of the trabeculo-polar bar and may have four processes, the *processus pterygoideus, ascendens, oticus* and *basalis*. The *processus ascendens* and *processus oticus* apparently always fuse with the neurocranium, and the *processus pterygoideus* and *processus basalis* may also fuse with it. The *processus pterygoideus* may chondrify independently of the quadrate and in its relations to the trabeculo-polar bar it corresponds to the *processus orbitalis* of the Selachii. The *processus basalis* is said to fuse either with the ventral surface of the otic capsule, or with a *processus basipterygoideus*, and a joint may be formed at this place.

The *antrum petrosum laterale* is similar to that in *Ceratodus*, excepting in that the trigemino-facialis recess has been excluded from it by the presence of a *commissura prefacialis*. The *nervus profundus* (*trigeminus I*) runs forward in the antrum mesial to the *processus ascendens* and issues from it

through its orbital opening; the *rami maxillaris* and *mandibularis trigemini* run outward in the antrum and issue from it between the *processus ascendens* and *processus oticus*; and the *ramus hyomandibularis facialis* runs posteriorly in the antrum and issues through its posterior opening. The *ramus palatinus facialis* runs downward in the antrum and, in early embryos, passes posterior to the *processus basipterygoideus* and then forward beneath it. In later stages a process of the basal plate, called by DE BEER (1926) the *commissura post-palatina,* is said by him to project laterally posterior to the nerve and fuse with the *processus basipterygoideus* beyond it, thus enclosing the nerve in a foramen. The *nervus abducens* is said by DRÜNER (1901), GAUPP (1905) and PLATT (1897) to traverse the trigeminus ganglion, and would therefore seem to have issued through the *foramen prooticum,* but DE BEER says that in all of the Urodela this nerve traverses an independent foramen in the basal plate which lies slightly posterior to the *foramen prooticum* and not far from the median line of the head. The nerve, after entering the *antrum petrosum laterale,* runs forward in it mesial to the *processus ascendens* and innervates the *musculus rectus externus.* It is not stated where the latter muscle has its origin on the cranial wall, but it would seem as if it must be at the hind end of the orbit and hence probably immediately anterior to or slightly within the orbital opening of the antrum.

The *vena jugularis,* called by DRÜNER the *vena petrosa-lateralis,* traverses the antrum throughout its entire length, and the piscine external carotid artery, called by DRÜNER the *arteria petrosa-lateralis* and by SCHMALHAUSEN the *arteria facialis,* enters the antrum through its posterior opening and issues from it with the *rami maxillaris* and *mandibularis trigemini.*

Anura.

In *Rana,* the parachordal plate of either side is said by GAUPP (1893, 1905) to develop, as in the Urodela, in three sections, a prootic, mesotic and occipital. The mesotic cartilage lies close against the notochord and corresponds in position to the longitudinal band of cartilage that, in the Urodela, connects the prootic and occipital cartilages. This mesotic cartilage expands laterally and fuses with the otic capsule, and no part of the cartilage is later resorbed. The trabeculo-polar bars are said by LUNDBORG (GAUPP, 1905, p. 719) to be developed in cells proliferated from the ectodermal lining of the buccal cavity, this being definitely in favour of the view that these bars are primarily extracranial structures. There is a large so-called *fenestra basicranialis* lying between these bars and extending posteriorly a short distance between the anterior ends of the parachordals. There is accordingly said to be no *dorsum sellæ* and the posterior portion of the *fenestra basi-*

VOL. 11 1930

cranialis would seem to represent a *fenestra basicranialis posterior* that never develops as an independent perforation of the basal plate.

A sheet of connective tissue is said to extend from one trabeculo-polar bar to the other and it must form the floor of this part of the primitive membranous cranium, the trabeculo-polar bars simply lying against it and being more or less imbedded in it, this thus being as in *Ceratodus* and the Urodela. This tissue later chondrifies, the cartilage being said to first form along its several edges and proceed from there towards its center until the fenestra is completely closed excepting for two little foramina on either side which transmit the internal carotid and cranio-palatine arteries. No part of this cartilage is formed by outgrowths of the trabeculo-polar bars, those bars simply bounding the cartilage laterally as they did primarily bound the fenestra that the cartilage completely fills. This plate forces the hypophysis upward into the cranial cavity and no pituitary veins are described so far as I can find. There must, however be, as in *Ceratodus* and the Urodela, a subpituitary space beneath this part of the *basis cranii,* bounded laterally by the hind ends of the trabeculo-polar bars and opening ventrally through the *fenestra hypophyseos.* When later these ends of the trabeculo-polar bars become resorbed, as explained immediately below, the subpituitary space and the *fenestra hypophyseos* form a much reduced and indefinite space which lies between the *basis cranii* and the underlying parasphenoid.

There is said by DE BEER to be a *pila prootica* which forms the anterior boundary of the *fenestra prootica.* There is no *commissura prefacialis* and hence no lateral wall to the trigemino-facialis recess, that recess opening directly into the *antrum petrosum laterale* and hence forming part of it, as it does in *Ceratodus.* The *fenestra prootica* is called by GAUPP the *foramen prooticum,* but it is not the homologue of the similarly named foramen in the Urodela. The *nervi profundus, trigeminus, abducens* and *facialis* all issue through this foramen.

The internal carotid artery of the 14 mm embryo of *Rana* described by GAUPP is said to traverse the *fenestra basicranialis.* In a 29 mm embryo it is said to have become enclosed in a primitive *foramen caroticum,* which perforates the *basis cranii* lateral to the hind end of the hypophysis, and to immediately enter the cranial cavity. It is said to then run forward and be distributed to the brain after having given off an *arteria cranio-palatina* and an *arteria ophthalmica.* The former of these two arteries is said to traverse a foramen that perforates the *basis cranii* near the anterior end of the *fenestra basicranialis,* while the *arteria ophthalmica* issues from the cranial cavity with the *nervus oculomotorius* through the *foramen oculomotorium.* At a somewhat later stage that part of the trabeculo-polar bar that lies between the foramina for the *nervus oculomotorius* and the *arteria carotis interna* is said to completely abort, and the internal carotid acquires a position

lateral to the neurocranium and, after giving off the *arteria ophthalmica,* enters the cranial cavity through the *foramen oculomotorium* with the *nervus oculomotorius.* The *arteria cranio-palatina* completely aborts. GAUPP here apparently considers each trabeculo-polar bar to be a chondrofication of the primitive cranial wall and to extend entirely through it, and he says that the lateral wall of the chondrocranium, dorsal to the bar, is a chondrofication, in situ, of the membranous wall of the primitive cranium, no part of it being formed by an upgrowth of the trabeculo-polar bar. This being so, when that part of the bar that lies between the foramina for the oculomotorius and carotis interna aborted, a relatively large opening would be left leading directly from the exterior into the cranial cavity. That part of the internal carotid here concerned would then slip outward through this opening and acquire a position external to the cranium, the opening in the cranial wall then becoming partly closed by ingrowth of its dorsal, ventral and posterial walls, the *foramen oculomotorium* alone persisting.

VOL. 11 1930

This explanation of the conditions seems improbable, but they are readily accounted for if the trabeculo-polar bars are, as I maintain, simply apposed to and somewhat imbedded in the wall of the primitive membranous cranium. This being so, the primitive *foramen caroticum* would be the posterior opening of a canal that lies between the trabeculo-polar bar and the overlying wall of the primitive cranium and the internal carotid artery would run forward in this canal. There it would give off the *arteria cranio-palatina* which would traverse a foramen which had the same relations to the bounding walls as the primitive *foramen caroticum.* The carotid artery would then continue onward until it reached the *foramen oculomotorium,* which is a perforation of the primitive cranial wall. There it would give off the *arteria ophthalmica* and then itself enter the central cranial cavity through the *foramen oculomotorium.* The *arteria ophthalmica,* joining the *nervus oculomotorius* as it issued through its foramen, would run outward with it dorsal to the trabeculo-polar bar and enter the orbit. When that part of the trabeculo-polar bar that lies between the *foramina caroticum* and *oculomotorium* later aborted, the artery would simply be exposed lying along the external surface of the primitive cranial wall, as it actually does in the 17.8 mm embryo of *Ceratodus* described by GREIL, and would first enter the central cranial cavity through the *foramen oculomotorium* along with the *nervus oculomotorius.* The change in the relations of this part of the internal carotid artery of *Rana* to the cranial wall would therefore be strictly comparable, in principle, to that that takes place in *Amiurus* (ALLIS, 1928).

In the earliest embryos described by GAUPP the epimandibula (quadrate) is said to lie perpendicular to the notochord, but it later swings upward and forward into a horizontal position parallel to the trabeculo-polar bar. Still later, during metamorphosis, it swings downward and backward and acquires

a position inclining from above ventro-laterally and slightly posteriorly. In a 14 mm embryo it is said to be a relatively wide band of cartilage which lies parallel to the trabecula and extends from the anterior edge of the otic capsule to the tip of the *cornu trabeculæ*. It has at this stage three important processes called by GAUPP the *commissura quadrato-cranialis anterior,* the *processus ascendens* and the *processus muscularis.* The *commissura quadrato-cranialis anterior* arises from the dorso-mesial edge of the quadrate somewhat posterior to its anterior end, and fuses with the trabecula near the anterior end of the orbit. The *processus ascendens* arises from the dorso-mesial edge of the quadrate near its hind end, and it is said to fuse with the dorsal edge of the trabecula, but this edge is certainly formed by the ventral portion of the lateral wall of the cranium, for when in later stages this wall grows upward it carries with it the dorso-mesial end of the process.

That part of the quadrate that lies anterior to the *commissura quadrato-cranialis anterior* gives articulation at its anterior end to Meckel's cartilage and is called the *pars articularis* of the quadrate. The part of the quadrate that lies posterior to the commissure is called the *pars metapterygoidea* and apparently corresponds strictly to that part of the quadrate of the nondipnoan fishes that lies dorso-postero-mesial to the *processus metapterygoideus.* This part of the quadrate and the *processus metapterygoideus* vary greatly in fishes. In *Scomber* and the Mail-cheeked fishes they are represented by two flange-like processes that project posteriorly or dorso-posteriorly from the hind edge of the quadrate and embrace and are firmly bound to the anterior edge of the hyomandibula. In *Lepidosteus,* as already explained, the *pars metapterygoidea* articulates with the lateral wall of the trigemino-facialis chamber. In *Heptanchus* the *processus metapterygoideus* is a large and massive structure and the *pars metapterygoidea* a low and rounded ridge along the mesial surface of its base, while in *Heterodontus* the *pars metapterygoidea* forms the dorso-postero-mesial end of the quadrate and the *processus metapterygoideus* is simply a low and rounded ridge along the lateral surface of its base. Because of the relations of these two processes to the *musculus levator arcus palatini,* the *arteria hyoidea* and the secondary afferent pseudobranchial artery they would seem to be (ALLIS, 1903) special developments of the ridges that primarily formed the postero-mesial and antero-lateral edges of the arterial groove on the external surface of the epimandibula (quadrate).

The *processus ascendens* and the *commissura quadrato-cranialis anterior* both disappear during metamorphosis, the *processus ascendens* disappearing first. The resorption takes place in the middle of the length of each cartilage, both of its ends forming for a while short processes which project the one from the quadrate and the other from the neurocranium.

In addition to these two cartilaginous connections of the palatoquadrate of larvæ of *Rana* with the neurocranium there are three other connections, two of which are fibrous and the other cellular. The anterior one of the two fibrous connections is a strand of tissue that arises from the anterior edge of the *commissura quadrato-cranialis anterior* and is inserted on the *cornu trabeculæ*. It is called by GAUPP the *ligamentum ethmoidale quadrati* and later chondrifies as the *processus quadrato-ethmoidalis*. Still later the latter process and the basal portion of the *commissura quadrato-cranialis anterior* give origin to the *processus pterygoideus*, that process therefore being, at this stage of development, prequadrate in position and corresponding in this to the palatine process of the quadrate of fishes.

The posterior one of the two fibrous connections is not specially described by GAUPP, but it certainly existed, for the so-called *processus oticus* of larvæ, which develops during metamorphosis, is said to result from the chondrofication of a preexisting strand of dense connective tissue. This preexisting tissue must therefore have extended from the dorsal surface of the hind end of the quadrate to the lateral surface of the anterior portion of the ridge of the external semicircular canal. This tissue later chondrifies from both ends, the chondrofication at the cranial end giving origin to the *crista parotica*, which has the topographical position of a dorsal portion of the postorbital process.

The cellular connection is, in early stages of metamorphosis, a dense mass of cells which is said by GAUPP to extend antero-ventrally from the anterior portion of the ventral surface of the otic capsule to the ventromesial surface of the hind end of the quadrate, there necessarily closely approaching the base of the larval otic process. Those cells of this mass that lie against the otic capsule are said to be so closely related to it that they must be derived from it, the remainder of the cells being considered to be derived from the quadrate. During metamorphosis the *processus basalis* develops in those cells that are considered to be derived from the quadrate and is said to be at first directly continuous with the latter cartilage. Later, as the hind end of the quadrate swings upward and forward and undergoes partial resorption, as will be later explained, the process loses its cartilaginous continuity with the quadrate but remains connected with it by cellular tissue. Immediately after metamorphosis it reacquires cartilaginous continuity with the quadrate and is then a relatively broad flat process projecting posteromesially and articulating with a protuberance on the ventral surface of the otic capsule. This latter protuberance is considered by DE BEER to be the homologue of the postpalatine commissure of his descriptions of the Urodela, and both he and GAUPP say that there is no *processus basipterygoideus* (*basitrabecularis*, DE BEER) in any of the Anura.

VOL. 11 1930

The space bounded laterally by the *processus ascendens* and the larval otice process, mesially by the lateral wall of the neurocranium and ventrally by the tissue in which the *processus basalis* and *commissura postpalatina* later develop forms the *antrum petrosum laterale* of the larva. The trigemino-profundus ganglion lies in the antrum, and from it the *nervus profundus* runs forward ventral and hence morphologically mesial to the *processus ascendens,* the *nervus trigeminus* running outward between the *processus ascendens* and the larval otic process and the *ramus hyomandibularis facialis* running posteriorly mesial to the latter process and issuing from the *antrum* posterior to it. The *nervus abducens* is said to issue through the *fenestra prootica* with the *nervi profundus* and *trigeminus* and, running forward mesial to the *processus ascendens,* to accompany the *nervus profundus,* while the *ramus palatinus facialis* runs ventrally in the antrum and, passing anterior to the *processus basalis* and *commissura postpalatina,* reaches the ventral surface of the chondrocranium. The jugular vein traverses the antrum throughout its entire length, the piscine external carotid artery entering the antrum through its posterior opening and leaving it with the *nervus trigeminus* between the processus ascendens and the larval otic process.

The *processus ascendens* of the larvæ of *Rana,* which forms the pre-trigeminus portion of the lateral bounding wall of the *antrum petrosum laterale,* is certainly the homologue of the *processus ascendens* of *Ceratodus* and also, in my opinion, the homologue of the pedicel of the alisphenoid of *Amia.* The larval otic process is, however, quite certainly not the homologue of the *processus metapterygoideus* of *Amia* and this strongly suggests that it is the homologue of the dorsal portion of the posttrigeminus part of the lateral bounding wall of the antrum of the latter fish. If the larval otic process of *Rana* were primarily continuous with the tissue in which the *processus basalis* develops, a band of tissue would be formed which would apparently be strictly homologous with the entire posttrigeminus portion of the lateral wall of the antrum of *Amia.* This would therefore suggest that the posttrigeminus branchial-ray bar, after shifting its ventral connection from the quadrate (epimandibula) to the polar cartilage (pharyngomandibula) had bulged laterally to such an extent that it had come into contact with the dorso-mesial edge of the quadrate and there fused with it, as suggested by SCHMALHAUSEN. That part of the branchial-ray bar that lay dorsal to the quadrate would then form the larval otic process, the part that lay ventro-mesial to the quadrate forming the *processus basalis* and *commissura postpalatina.* This would explain the presence of the latter commissure both in the ventral portion of the lateral wall of the antrum of *Amia* and in the floor of the antrum of certain of the Amphibia and Reptilia and also the presence of a *processus basipterygoideus* both in the ventral portion of the lateral wall of the antrum of *Amia* and in the floor of the antrum of *Ceratodus* and certain of the

Urodela and Reptilia; and the presence of these two structures in these two walls seems otherwise unexplainable.

The *processus basalis* would probably be largely, if not wholly, of post-trigeminus branchial-ray origin, but might be partly derived from the quadrate. Its lateral end shifts forward so as to come in contact with the base of the *processus ascendens,* the process therefore forming the floor of the pretrigeminus portion of the antrum, as well as part of the floor of its posttrigeminus portion.

If the larval otic process, the *commissura postpalatina* and some part of the *processus basalis* together form a bar which is the homologue of the post-trigeminus portion of the lateral wall of the *antrum petrosum laterale* of *Amia,* the internal carotid and efferent mandibular arteries should run forward latero-ventral to the bar of *Rana,* as they do to that of *Amia.* But if the *processus basalis* and the larval otic process of *Rana* are direct and independent outgrowths of the quadrate, and the monimostylic suspension of the jaws of these animals is of primary origin and not derived from ancestors in which the suspension was streptostylic, as EDGEWORTH suggests (EDGEWORTH, 1911, p. 197), the internal carotid artery would run forward ventral to the *processus basalis* and the efferent mandibular artery dorsal to it and probably antero-lateral to the larval otic process; for the latter artery could not, under such conditions, have slipped posteriorly over the dorsal edge of the epimandibula, as it does in the Teleostomi (ALLIS, 1923 b). It therefore seemed important to know the relations of these arteries to these two processes, and as they are not described by GAUPP, I wrote to Professor N. HOLMGREN of the Zootomical Institution of Stockholm, asking him if he knew, of anyone who could trace them for me, and he most kindly replied that he would have them traced under his own personal supervision by his laboratory assistant Mr. G. SVENSSON, and I am greatly indebted to them for the help this has been to me. In a 14 mm embryo of *Rana* they found an arterial vessel that would seem to be the primitive mandibular aortic arch arising from the lateral hypobranchial artery and running dorso-laterally to the ventral surface of the quadrate near its articular end. There it falls, nearly at right angles, into a longitudinal artery which runs posteriorly ventral to the ventro-lateral edge of the quadrate and crosses the actually lateral surface of the base of the *processus muscularis.* Beyond that process it continues posteriorly along the ventral surface of the quadrate and, at its hind end, turns postero-mesially and falls into the lateral dorsal aorta slightly anterior to the dorsal end of the efferent artery of the first branchial arch. This longitudinal artery thus lies nearly throughout its entire length slightly postero-mesial to what is morphologically the primarily external surface of the quadrate (epimandibula), and the aortic artery of the hyal arch falls into it, nearly at right angles, at about the middle of the length of the quadrate. The longitudinal

VOL. 11 1930

vessel would thus seem to be the dorsal half of the mandibular aortic arch, the hyal aortic arch falling into it and both arteries forming beyond this a single trunk which falls into the lateral dorsal aorta. But whatever the exact homologies of these vessels may be, the dorsal prolongation of the mandibular artery certainly passes lateral, and hence morphologically posterior, to the *processus muscularis,* and falls into the lateral dorsal *aorta* posterior and morphologically ventral to the *processus basalis.* It would therefore lie antero-lateral to the larval otic process if that process and the *processus basalis* together form a continuous bar, but postero-mesial to the otic process if it is an independent outgrowth of the quadrate. The relations of the two arteries to these two processes are therefore favourable to the view that the two processes are together the homologue of the posttrigeminus portion of the lateral wall of the antrum of *Amia.*

The *processus muscularis* is now the only one for which a homologue has not been found in *Amia,* and the *processus metapterygoideus* of *Amia* is the only one that has not been accounted for in the larval *Rana.* The process in *Rana* projects dorsally from the dorsal surface of the ventro-lateral edge of the quadrate approximately opposite the base of the *commissura quadrato-cranialis anterior,* and this edge of the quadrate of *Rana* corresponds to the hind edge of the quadrate of *Amia.* The *processus metapterygoideus* of *Amia* arises from the same edge of the quadrate of that fish. The *musculi pterygoideus* and *temporalis* of GAUPPS descriptions of *Rana* and the *rami maxillaris* and *mandibularis trigemini* run forward mesial and hence morphologically antero-lateral to the *processus muscularis,* the *musculus masseter* arising from the mesial and hence morphologically antero-lateral surface of the process, and the efferent mandibular artery running upward lateral and hence morphologically postero-mesial to the process. In *Amia* the corresponding muscles, nerves and artery have similar relations to the *processus metapterygoideus* of that fish. In the adults of certain of the Anura a *processus muscularis,* called by PARKER (1880) the orbitar process, is said by him to persist in a much reduced condition, there having the same relations to the muscles and nerves of the cheek that it has in the larvæ of *Rana,* but projecting anteriorly from the hind edge of the quadrate. In the adult *Polyodon,* a similar but much more important process is described by BRIDGE (1879), there arising from the hind edge of the quadrate and projecting anteriorly external to muscles that correspond to the *musculi temporalis, pterygoideus* and *masseter* of GAUPP's descriptions of larvæ of *Rana,* but not giving insertion to any of their fibers.

The *processus muscularis* of *Rana* and *processus metapterygoideus* of *Amia* are thus evidently both developed in relation to the antero-lateral bounding ridge of the arterial groove on the external surface of the epimandibula, but differ in that they project in different di-

rections from that edge and in that the *processus muscularis* arises from the edge somewhat further ventrally than the *processus metapterygoideus.* This difference of position and direction of the *processus muscularis* would, however, seem to not be important, and it is perhaps associated with the absence of a functional *musculus levator arcus palatini,* this muscle having become, in *Polyodon,* a *protractor hyomandibularis* and apparently being wholly absent in *Rana.* If in a fish in which the conditions were as they actually are in *Amia,* the pterygoquadrate were to swing forward and upward to the position it has in the larva of *Rana,* and the *pars metapterygoidea* were to be elongated, the *processus metapterygoideus* would acquire the position that the *processus muscularis* has in *Rana.* Concomitantly with this, the tendinous fascia that in *Amia* extends from the *processus metapterygoideus* to the postorbital process would become elongated and form the thick tendinous fascia which in the larva of *Rana* extends from the *processus muscularis* posteriorly along the external surface of the *musculi temporalis* and *pterygoideus* and reaches nearly to the otic capsule. If the dorso-mesial edge of the *pars metapterygoidea* were then to fuse with the lateral wall of the trigemino-facialis chamber, and the *musculus levator arcus palatini* were either to abort or ceased to be segmented from the dorsal end of the primitive constrictor of the arch, the conditions in the larval *Rana* would arise. This will be further considered under the heading "Discussion and Conclusions", but it may here be stated that while the tendinous fascia that extends from the *processus metapterygoideus* to the postorbital process might form some part of the secondary *processus oticus* of the adult *Rana,* GAUPP considers it improbable that the *processus metapterygoideus* itself could take any part in its formation.

In *Acipenser* the *processus metapterygoideus* is apparently represented in what PARKER (1882) calls the metapterygoideus″ and it is wholly independent of the quadrate, this suggesting that it may be of branchial ray origin. The *pars metapterygoidea* is apparently represented in PARKER's metapterygoideus′ and it also is independent of the quadrate and has fused with its fellow of the opposite side beneath the floor of the cranium.

The *processus muscularis* of *Rana* may therefore, for the purposes of this discussion, be considered to be the homologue of the *processus metapterygoideus* of the nondipnoan fishes.

During metamorphosis the quadrate of *Rana* becomes greatly reduced in relative size and the *processus pterygoideus* corresponding lengthened. The *commissura quadrato-cranialis anterior,* the *processus ascendens,* the *processus muscularis* and the larval otic process all disappear, and immediately after metamorphosis an entirely new process appears which GAUPP calls the secondary *processus oticus.* The latter process is said not to be the homologue of the larval otic process and to probably be the homologue of the *processus*

VOL. 11 1930

oticus of the Urodela. It is said to be developed by the swinging upward and forward of the hind end of the quadrate concomitantly with the swinging downward and backward of its anterior articular end. In the figure given (GAUPP, 1893, pl. 16, fig. 41) it is called the *pars metapterygoidea* of the quadrate and is a tall process which rises from the level of the bases of the *processus pterygoideus* and *processus basalis* and fuses with the anterior portion of the *crista parotica*. The hind edge of its dorsal end is prolonged posteriorly and forms a plate-like process which projects latero-ventrally and gives insertion to the *membrana tympani*, and GAUPP considers this part of the process to be developed in tissue derived from the *processus muscularis* of the larva. This so-called secondary *processus oticus* of the adult is therefore apparently developed from tissue derived from both the postarterial and prearterial ridges of the quadrate (epimandibula) and it overlies and is fused with parts of the larval otic process, for the *crista parotica* is derived from the dorsal end of that process. If the ventral portion of the larval otic process, instead of being completely dispersed had been retained as membranous or connective tissue, the *antrum petrosum laterale* of the adult would differ from that of the larva only in that its lateral wall was strengthened and supported by the secondary *processus oticus*.

REPTILIA.

Lacerta.

In a 31 mm embryo of *Lacerta agilis*, the anterior ends of the parachordal cartilages are said by GAUPP (1900) to be connected by a narrow transverse bar of cartilage which lies slightly anterior to the tip of the notochord and is called the *crista sellaris*, this crista quite undoubtedly being formed by the complete fusion of the *cartilago acrochordalis* with the *commissura transversa* (ALLIS, 1919). This bar forms the anterior boundary of a large *fenestra basicranialis posterior* which is said to be filled by mesemchymatous tissue directly continuous with the perichondrial linings of the bounding cartilages. The fenestra is therefore not a definite perforation of the floor of the primitive cranium. The notochord extends forward in this fenestra nearly but not quite to its anterior end.

The trabeculo-polar bars of this specimen of *Lacerta* are said by GAUPP to arise from the anterior ends of the parachordals and to lie in the plane of those cartilages. No earlier stages are described by him, but SEWERTZOFF (1909) says that in early embryos of *Ascalabotes* the trabeculo-polar bars first appear as independent cartilages lying at a considerable angle to the parachordal plate and at a relatively considerable distance posterior to the *crista sellaris*. They soon fuse with the ventral surface of the parachordal

plate and then swing upward and forward as the cranial flexture is reduced until their anterior portions lie in the plane of the parachordal plate, their hind ends necessarily lying somewhat below the level of that plate.

In the 31 mm embryo of *Lacerta* the trabeculo-polar bars converge anteriorly and meet and fuse with each other immediately anterior to the hypophysis to form a *trabecula communis,* the hypophysial fenestra therefore being triangular in shape with the point directed anteriorly. A *subiculum infundibuli* is said to develop on the dorsal surface of the hind end of the *trabecula communis* and to be formed of two parts, one on either side, which fuse with each other in the median line. No membrane is described extending from the *crista sellaris* to the *subiculum infundibuli,* but it is quite certainly present and must form both the floor of this part of the primitive cranium and the roof of a subpituitary space, as in *Ceratodus* and the Amphibia. A supratrabecular bar is said to develop slightly dorsal to the hind end of each trabeculo-polar bar and to extend from the *pila prootica,* or the *crista sellaris* (GAUPP, 1905), to the *subiculum infundibuli.* This bar must therefore lie in the lateral edge of the membrane above referred to, thus being a chondrofication of the primitive cranial wall.

No pituitary vein is described by GAUPP, but it is quite certainly present, and it seems as if it must enter the subpituitary space through the opening between the trabeculo-polar and supratrabecular bars, for such a vein is described by HOWES and SWINNERTON (1901) in *Sphenodon* and is there said to pass between the dorsal edge of the trabecula and the ventral edge of the alisphenoid cartilage, called by them the otosphenoid. This vein is called by the latter authors the jugular, instead of the pituitary, and is said to enter the central cranial cavity.

A *processus basipterygoideus* is said to arise from the ventral surface of the parachordal plate immediately posterior to the hind end of the trabeculo-polar bar, and projecting laterally, to articulate with the *meniscus pterygoideus,* which will be described in connection with the quadrate. The *ramus palatinus facialis* runs downward posterior and then ventral to this process and there is no *commissura postpalatina.*

GAUPP describes both a *pila prootica* and a *pila metoptica,* both of which are said to lie in the lateral wall of the primitive membranous cranium. The ventral end of the *pila prootica* fuses with the lateral edge of the *crista sellaris* and the ventral end of the *pila metoptica* with the lateral edge of the *subiculum infundibuli.* The *subiculum* is therefore quite certainly a chondrofication of that part of the floor of the primitive membranous cranium against which the trabeculo-polar bars are apposed. The space between the *pilæ prootica* and *metoptica* is called by GAUPP the *fenestra metoptica.* It is bounded dorsally by the *tænia parietalis media* and ventrally by the supratrabecular bar and gives passage to the *nervi oculomotorius* and *trochlearis.*

VOL. 11 1930

Posterior to the *pila prootica,* between it and the anterior edge of the otic capsule, there is a so-called *incisura prootica,* which forms the ventral portion of what GAUPP calls the *fenestra prootica,* but for comparison with fishes and other vertebrates it seems best to call the incisure alone the *fenestra prootica* and wholly neglect the dorsal portion of GAUPP's so-called fenestra. No *commissura prefacialis* is described as such by GAUPP, but it is represented in his "prefaciale basicapsulare Verbindung". This commissure lies, as in fishes and the Urodela, in the primitive cranial wall and forms the anterior boundary of the *foramen faciale,* the *foramen prooticum* lying between it and the *pila prootica* and later becoming closed dorsally by a posterior prolongation of the *tænia parietalis media.* Through the so-formed *foramen prooticum* the *nervi profundus* (trigeminus 1) and the *trigeminus* (trigeminus 2 and 3) issue. The *nervus abducens* traverses a canal which begins on the dorsal surface of the parachordal plate slightly posterior to its anterior edge, and is shown lying between the base of the *pila prootica* and the hind end of the trabeculo-polar bar. This canal is said to run directly forward in the plate, and it would therefore seem as if it must open lateral to the hind end of the trabeculo-polar bar and hence not lead into the subpituitary space. It is, however, shown in a figure of a transverse section through this part of the head of a 32 mm embryo (GAUPP, 1902, p. 172, fig. 6) directly continues, mesially, with that space, but as it lies wholly lateral to the foramen for the internal carotid artery it cannot form an actual part of the primitive subpituitary space. The *nervus abducens* therefore does not traverse that space, and as the *ramus palatinus facialis* also does not traverse it, the space is of my Type I (ALLIS, 1928).

The *arteria carotis interna* is said to traverse the postero-lateral corner of the *fenestra hypophyseos* and to enter the cranial cavity, but it quite certainly simply enters the subpituitary space, runs forward in that space to its anterior end and there turns upward, pierces the overlying floor of the primitive membranous cranium and enters the central cranial cavity. At the point where it traverses the postero-lateral corner of the hypophysial fenestra it later becomes enclosed in a foramen by the enveloping growth of the bounding cartilages.

The hind end of the otic capsule of the 31 mm embryo turns downward somewhat and carries with it the ridge of the external (lateral) semicircular canal, that canal therefore having a slightly curved course, with the concavity directed ventro-anteriorly. The *crista parotica* lies on the external surface of the hind end of the ridge of this canal instead of, as in *Rana,* on the external surface of its anterior end. A *processus paroticus* is said to arise from the *crista parotica* and, projecting anteriorly, to lie directly against the mesial surface of the hind end of the quadrate. It is said to chondrify, in early embryos, independently of the *crista parotica* and to be continuous with the

columella auris, and it is accordingly considered by GAUPP to form part of the hyal arch. The *columella auris* lies anterior to the *nervus facialis* and is apparently the homologue of the prefacialis portion of the hyomandibula of the Teleostomi (ALLIS, 1915) and hence developed from the prefacialis branchial-ray bar of the hyal arch. This suggests that the *crista parotica* of this reptile may also be developed in relation to this branchial-ray bar and hence be a serial homologue of, but not identical with, the *crista parotica* of *Rana,* which is developed in relation to a branchial-ray bar of the mandibular arch.

The quadrate of early embryos is said to be a continuous mass of dense cellular tissue, but it chondrifies as two or more distinctly independent pieces, the larger, posterior one of which is called the body of the quadrate. The *Processus ascendens* (columella, antipterygoid), which lies anterior to this body, is a rod of cartilage which projects dorsally immediately anterior to the otic capsule and has a free dorsal end which lies slightly lateral to the lateral wall of this part of the neurocranium. The base of the process is connected with the body of the quadrate by a band of cellular tissue in which one or more independent pieces of cartilage may develop. A short *processus pterygoideus* projects anteriorly from the anterior edge of the base of the *processus ascendens,* but disappears in later stages. The base of the *processus ascendens* lies in a slight depression on the dorsal surface of the *os pterygoideum,* and the mesial edge of the latter bone turns upward slightly and separates the process from the *meniscus pterygoideus.*

In early embryos of this reptile a small mass of dense cellular tissue is said to extend from the base of the *processus ascendens* to the lateral surface of the hind end of the trabeculo-polar bar and to be of quadrate origin. Its mesial and larger portion chondrifies as the *processus basipterygoideus,* which is generally considered to be a process of the trabeculo-polar bar and to be of trabecular origin. The lateral portion of the mass of cellular tissue chondrifies as the *meniscus pterygoideus,* which is completely separated from the quadrate cartilage by the dorsally projecting mesial edge of the dermal pterygoid bone. This meniscus is considered to be of quadrate origin, it becomes firmly attached to the turned up mesial edge of the pterygoid, acquires articular relation with the outer end of the *processus basipterygoideus* and is considered to correspond to the *processus basalis* of the Urodela.

The body of the quadrate of the 31 mm embryo projects from above downward and forward and at its anterior end gives articulation to MECKEL's cartilage, thus corresponding somewhat in position to the quadrate of the larva of *Rana.* Its hind end projects posteriorly somewhat further than it does in *Rana* and rests directly upon the outer surface of the *processus paroticus.* This relation to the *processus paroticus,* which is of branchial-ray origin, recalls the connection of the two flanges on the hind edge of the

VOL. 11 1930

quadrate of certain of the Teleostei with the hyomandibula, which is also of branchial-ray origin, but there is nothing to definitely indicate which one of these two flanges of the Teleostei corresponds to the hind end of the quadrate of *Lacerta*. It is, however, probable that it is the mesial one of the two, the lateral flange, which forms the *processus metapterygoideus*, apparently being wholly wanting in *Lacerta*, for GAUPP says that there is no *processus oticus* in this reptile. The hind end of the quadrate of *Sphenodon* is, however, called the *processus oticus* by HOWES and SWINNERTON and DE BEER gives that name to the dorsally projecting dorso-anterior edge of the body of the quadrate.

The pretrigeminus portion of the *antrum petrosum laterale* of *Lacerta* is bounded laterally by the *processus ascendens*, mesially by the lateral wall of the neurocranium and ventrally by the *meniscus pterygoideus* and *processus basipterygoideus*. It is apparently the strict homologue of the corresponding part of the antrum of *Amia*. The posttrigeminus portion of the antrum of *Lacerta* is, however, markedly different from that of *Amia*, for it extends much further posteriorly and its lateral wall is formed by the *pars metapterygoidea* of the quadrate which forms no part of the wall of the corresponding part of the antrum of *Amia*. It is, however, possible that tissue that corresponds to the larval otic process of *Rana* lines the mesial surface of the wall of *Lacerta*, but it has apparently been largely dispersed, for there is no *commissura postpalatina*, and also no *crista parotica* related to the anterior end of the external (lateral) semicircular canal.

Crocodilus.

In the crocodile the trabeculo-polar bars are said by GAUPP (1905) to be laid down at right angles to the parachordal plate and later to fuse with its ventral surface. The parachordal plate is said by SCHIINO (1914) to develop as a continuous unbroken plate, there being no indication at any stage of development of a *fenestra basicranialis posterior*. In early embryos, the anterior end of the plate is said by SCHIINO to be bent upward and backward at right angles to the body of the plate and it probably lies in the *plica encephali ventralis*, although this is not so stated. It is called the *crista sellaris* and is quite certainly the homologue of the crista of *Lacerta*. The tip of the notochord is said to project anteriorly beneath it and to be surrounded by a mass of cellular tissue, but it is later withdrawn within the plate. No membrane is described extending from the dorsal edge of the *crista sellaris* to the preclinoid wall (*subiculum infundibuli*), but it is certainly present and its posterior portion is probably closely applied to the anteriorly presented surface of the *crista sellaris*. The latter crista therefore forms a transverse ridge extending across the floor of the primitive membranous cranium

and is the homologue of the much more strongly developed ridge that forms the body of the basiphenoid of STENSIÖ's (1921) descriptions of *Wimania* (see ALLIS, 1922). The dorsal edge of the crista, formed by the *cartilago acrochordalis,* is also probably represented in the little bar of bone or cartilage that is said by STENSIÖ (1925) to extend in Saurichthys from one side of the cranial cavity to the other slightly posterior to the anterior end of the parachordal plate.

The trabeculo-polar bars of the embryos of *Crocodilus* described by SCHIINO are said to lie in the plane of the parachordal plate and to have fused with the lateral portions of the anterior surface of the *crista sellaris* and hence with what was primarily a part of the ventral surface of the parachordal plate. The bars converge anteriorly and meet and fuse with each other immediately anterior to the hypophysis, thus forming the lateral boundaries of the triangular *fenestra hypophyseos,* which must contain, as in *Lacerta,* a subpituitary space lying directly above the fenestra properly so called. The internal carotid artery of either side runs upward in the postero-lateral corner of the fenestra and must traverse the subpituitary space before entering the central cranial cavity.

A *pila prootica* is said to rise, on either side, from the lateral edge of the *crista sellaris* and to form the anterior boundary of the *fenestra prootica,* a *commissura prefacialis* separating the fenestra into *foramina prooticum* and *faciale.* The *pila prootica* lies in the primitive cranial wall and is said by SCHIINO to ossify as a part of the alisphenoid bone, this bone being also called by GAUPP the alisphenoid, but by DE BEER the laterosphenoid. It is evidently the homologue of the alisphenoid of current descriptions of the Teleostei.

A *pila metoptica* is said to arise from the dorsal surface of the trabecula immediately anterior to the hypophysial fenestra and the pilæ of opposite sides are said to be connected by a transverse bar which is the homologue of the *subiculum infundibuli* of GAUPP's descriptions of *Lacerta.* This bar and the pilæ are chondrofications of the primitive cranial wall and the pilæ do not primarily arise from the trabeculæ.

A so-called *processus basitrabecularis* is said by SCHIINO to arise from the ventral surface of the hind end och each trabeculo-polar bar and to project ventrally and but slightly posteriorly. Its ventral end closely approaches but does not quite reach the *pars cochlearis* of the otic capsule and lies antero-ventral to the internal carotid artery, that artery therefore running lateral and then dorsal to it in order to reach the hypophysial fenestra. The process is said to have a narrow neck where it arises from the trabeculo-polar bar, to then become a wide plate-like cartilage and to contract again toward its distal end, thus seeming to be the chondrofication of a primarily independent

VOL. 11 1930

mass of mesenchymatous tissue. The process is considered by SCHIINO to be the homologue of the *processus infrapolaris* of the chick. DE BEER calls it, as SCHIINO does, the *processus basitrabecularis,* but the *ramus palatinus facialis* runs outward dorso-anterior to it in the crocodile, which is the relation that this nerve has in the Amphibia to the *commissura postpalatina* and not to the *processus basitrabecularis.* This process is not described by GAUPP, but he says that a *processus basipterygoideus* is indicated in early larvæ, but later disappears. No *processus basalis* is described by any of these authors.

The quadrate is said to be triangular in shape with the point directed ventrally and giving articulation to MECKELS cartilage. The dorsal end of the triangle is nearly horizontal in position and it is said to be wholly free from the otic capsule, but slightly ventral to this end and posterior to the middle of its length the quadrate is in contact with the anterior end of the ridge of the external (lateral) semicircular canal. In the text the two cartilages are said to here be connected by connective tissue, but in one of the figures given they are said to here fuse (Verwachsung) with each other. The *crista parotica* lies on the external surface of the hind end of the ridge of the external (lateral) semicircular canal, as in *Lacerta,* and is nearly vertical in position. From the dorsal portion of the hind edge of the quadrate a short and broad so-called *processus oticus* projects posteriorly, its outer edge lying external to the dorsal end of the *crista parotica,* but not in contact with it. It bears on its external surface the dermal squamosal. The dorsal end of the *columella auris* lies external to the ventral edge of the process and is connected with it by connective tissue. The dorso-anterior corner of the quadrate is prolonged to form a so-called *processus orbitalis,* which bears on its external surface the dermal postfrontal. It lies at about the middle of the height of the orbit and thus has the topographical position of the supra-orbital prolongation of the *processus postorbitalis* of embryos of certain of the Teleostei, and if the cells of which it is composed were to have fused with the otic capsule instead of with the quadrate, it would have given origin to the *crista parotica* of *Rana.* It is certainly not the homologue of the *processus orbitalis* (*palatobasalis*) of the Selachii, and there is no postorbital process in the crocodile excepting as it may be represented by the anterior cupola of the otic capsule.

A *processus pterygoideus* projects anteriorly from about the middle of the anterior edge of the quadrate, passes not far from the ventral end of the *processus basitrabecularis* (*commissura postpalatina*), being, however, separated from that process by the dermal pterygoid bone. From the dorsal edge of its basal portion a short *processus ascendens* projects dorsally, the base of the process lying not far from the ventral end of the so-called *processus basitrabecularis.*

The *antrum petrosum laterale* of the crocodile is apparently the strict homologue of that of *Lacerta,* but the lateral bounding wall of its posttrigeminus portion apparently contains some portions of a larval otic process, similar to that described in *Rana,* but not represented in that part of the wall of the antrum of *Lacerta.*

Chelonia.

In the turtle the trabeculo-polar bars are at first laid down at right angles to the ventral surface of the parachordal plate, but they later swing upward and forward into the plane of that plate. In an 11 mm embryo of *Emys lutaris* they have already acquired the horizontal position, and they are said by KUNKEL (1912) to be fused with the anterior surface of the *crista sellaris.* It is therefore evident that the bars of this turtle, in swinging upward and forward, have bent the anterior end of the parachordal plate upward and backward as they do in the crocodile, instead of themselves being bent upward and forward as in the Selachii. The *crista sellaris* projects into the ventral portion of the *plica encephali ventralis* and forms the anterior boundary of the *fenestra basicranialis posterior* which is completely closed by membrane and traversed its full length by the notochord. The parachordal plate is hexagonal in form, and the antero-lateral edge of either side of the hexagon projects slightly as a ridge which is called by KUNKEL the *crista basypterygoidea* and is considered to be the homologue of the *processus basipterygoideus* of *Lacerta.* The ventral surface of the crista and adjacent portions of the ventral surface of the basal plate are slightly hollowed out to form a *sulcus palatinus* which lodges the *ramus palatinus facialis* and the *arteria carotis interna.* A similar crista is described by FUCHS (1912) in *Chelone,* and is considered by him to include the homologue of the *processus basipterygoideus* of the Urodela.

FUCHS says that in *Chelone* a median process grows forward from the anterior edge of the parachordal plate, between the internal carotid arteries, and fuses with the trabeculo-polar bar of either side immediately anterior to the related artery, thus enclosing it in a *foramen caroticum.* The small so formed T-shaped plate lies definitely ventral to the *crista sellaris* and hence cannot be a chondrofication of the floor of the primitive cranium, but there is no membrane described that could represent that floor. A subpituitary space must, in any event, lie dorsal to this plate and the plate would seem to be of trabeculo-polar instead of parachordal origin, and must therefore have lain primarily, like the trabeculo-polar bars, perpendicular to the ventral surface of the parachordal plate. The internal carotid artery, after it traverses its foramen, would therefore lie in this subpituitary space and not in the central cranial cavity.

VOL. 11 1930

The trabeculo-polar bars converge anteriorly and in *Emys* are said by KUNKEL to meet and fuse in the median line anterior to the hypophysis. Their hind ends form the lateral boundaries of a *fenestra hypophyseos* which must include, as it does in *Lacerta* and the crocodile, the subpituitary space together with the *fenestra hypophyseos* properly so called. There is said by KUNKEL to be a *subiculum infundibuli* similar to that in *Lacerta,* and a *pila metoptica* projects dorsally on either side from its lateral edge. Anterior to this the fused trabeculæ form the basal portion of the interorbital septum and in early embryos this septum is said to be formed by two plates, one on either side, separated by a narrow interspace. This is said to suggest that the cranium was primarily platybasic, and it quite certainly indicates that the septum is formed by the pressing together in the median line of the lateral walls of this part of the primitive membranous cranium. In *Chelone* the trabeculo-polar bars are said by FUCHS to lie in the base of the interorbital septum, but to there be separated from each other by a certain space which is span by membrane. In this membrane a median cartilage is said to be developed which fills the space between the trabeculæ, but remains independent of them. This cartilage is evidently a chondrofication in the floor of the primitive membranous cranium. It is said by FUCHS to later grow upward to form the interorbital septum, but it must evidently be here morphologically bilateral, one half of it belonging to each of the lateral walls of this part of the membranous cranium.

There is said by KUNKEL to be in *Emys* a small mass of cells lying beneath the *crista basipterygoidea* in the transverse plane of the hind end of the *fenestra hypophyseos.* These cells are said to chondrify imperfectly as a process of the *crista basipterygoidea* which projects antero-ventrally and becomes enclosed laterally and ventrally in the mesial edge of the mesial process of the *os pterygoideum.* KUNKEL considers this little process to be the homologue of the *cartilago articularis* (*meniscus* of GAUPP's descriptions of *Lacerta*) and it is said by him to later be absorbed in the *crista basipterygoidea* and wholly disappear as an independent process. Fuchs describes in similar position in *Chelone* a wholly independent cartilage which is said to lie between the *crista basipterygoidea* and the mesial edge of the mesial process of the *os pterygoideum,* and he considers it to be the homologue of the *meniscus* of *Lacerta.* The process lies lateral and hence morphologically dorsal to both the *ramus palatinus facialis* and the internal carotid artery.

A *pila prootica* arises in *Emys* from each lateral edge of the *crista sellaris* and has mesial and lateral portions, the former lying in a horizontal position and the latter being directed somewhat dorsally and posteriorly. Its outer end approaches, but does not quite reach, the anterior cupola of the otic capsule, and it forms the anterior, and the larger part of the dorsal boundary of the *fenestra prootica.* Its distal end (dorso-lateral) apparently includes a

portion of the *tænia parietalis media,* the remainder of the tænia not developing. A *commissura prefacialis,* which extends from the lateral edge of the parachordal plate to the anterior cupola of the otic capsule, separates the *fenestra prootica* into *foramina prooticum* and *faciale.* The trigemino-profundus ganglion is said to lie almost wholly in the *foramen prooticum,* extending but slightly beyond it. The geniculate ganglion of the facialis is extracranial, lying in a slight groove called the *fovea genicularis.* The *nervus abducens* traverses a canal which is said to begin in the basal plate slightly posterior to the base of the *pila prootica* and between it and the hind end of the trabeculo-polar bar, the canal running forward from there and opening ventral to the *pila prootica* and dorsal to the *crista basipterygoidea,* the nerve thus not entering the subpituitary space in any part of its course.

VOL. 11 1930

The palatoquadrate is said to have *partes palatina* and *quadrata.* The *pars quadrata* has a rounded dorsal edge which lies in a supraotic depression on the dorso-lateral surface of the otic capsule between the ridges of the three semicircular canals, and corresponds to the similarly situated depression in certain of the Teleostomi (ALLIS, 1920). The *crista parotica* lies on the external surface of the hind end of the ridge of the external (lateral) semicircular canal, as in *Lacerta* and the crocodile. That part of the quadrate that lies on the external surface of the *crista parotica* forms its dorso-posterior end and correspondents to the *processus oticus* of SCHIINO's descriptions of the crocodile. DE BEER shows this process strongly developed in *Chelydra,* but he considers the entire dorsal portion of the *pars quadrata* to form the *processus oticus.* The quadrate has lateral and mesial plates separated by cavities functionally related to the ear. The mesial plate is nearly vertical in position, and the *pars palatina* arises from its anterior edge as the *processus pterygoideus.* From the dorsal edge of the latter process, not far from its base, the *processus ascendens* arises and projects dorsally lateral to the *foramen prooticum.* Its dorsal end nearly reaches the ventral end of a descending process of the parietal which lies internal to the postfrontal bone. This process of the parietal must therefore be of membrane origin and probably develops in a part of the membranous tissue that chondrifies ventrally as the *processus ascendens* of the quadrate.

The *processus ascendens* and *pars quadrata* of the palatoquadrate and the descending process of the parietal form the lateral boundary of the *antrum petrosum laterale,* the lateral wall of the chondrocranium forming its mesial boundary and its floor being formed by the mesial process of the *os pterygoideum* together with the *cartilago articularis* (*meniscus*). The nerves and blood vessels have the same relations to the antrum that they have in *Lacerta* and the crocodile. There is said to be no *processus basalis,* but this process is certainly represented, in part, in the *cartilago articularis* (*meniscus*) of FUCHS's descriptions of *Chelone.* There is apparently no postorbital process

in these reptiles, excepting as it may be in part represented in the anterior cupola of the otic capsule.

The *antrum petrosum laterale* is similar to that in the crocodile and *Lacerta,* but the dorsal portion of the lateral wall of its pretrigeminus portion is formed by the descending process of the parietal and the lateral portion of its floor by the mesial process of the *os pterygoideum.* The pretrigeminus portion of the antrum is called by FUCHS the *cavum epiptericum.*

Ophidia.

The trabeculo-polar bars of a 70 mm embryo of *Vipera aspis* are shown by PEYER (1912) projecting antero-ventrally at a considerable angle to the parachordal plate, and they are said by him to be fused with the lateral edges of a so-called *crista sellaris* and with the anterior edge of the parachordal plate on either side of the crista. It is, however, probable that they fuse morphologically with the ventral surface of that plate, as they do in the other Reptilia above considered, the primarily anterior end of the plate of *Vipera* being represented by tissue that is later wholly dispersed, as described by RATHKE (see GAUPP, 1905). In a transverse section passing through the so-called *crista sellaris* it is shown by PEYER lying definitely ventral to the plane of the trabeculo-polar bars and somewhat ventral to the hypophysis, and DE BEER (1926) shows it in similar position in a transverse section through this part of the head of an early embryo of *Tropidonotus.* The so-called *crista sellaris* of these two authors's descriptions cannot therefore be the homologue of the *crista sellaris* of other reptiles, which is always directed toward the base of the *plica encephali ventralis,* and must be the homologue of the little T-shaped process said by FUCHS (1912) to project forward, in *Chelone,* from the anterior end of the parachordal plate between the internal carotid arteries. There must therefore be in these reptiles, as in *Chelone,* a subpituitary space lying directly above this T-shaped process, between it and the floor of the primitive cranium.

In a 70 mm embryo of *Vipera,* the trabeculo-polar bars are said by PEYER to converge toward each other immediately anterior to the hypophysis and there to come in contact, but not fuse with each other. Anterior to this the bars continue onward as independent structures until they reach the ethmoidal region, where they meet and fuse with each other in the median line to form the *septum nasi.* In later stages of development the trabeculo-polar bars become somewhat separated from each other as they traverse the orbit, as shown by PEYER in a transverse section through the eyeball and frontal bone of a 125 mm embryo of *Vipera,* and by DE BEER in a transverse section through the parietal bone of a embryo of *Tropidonotus.* In the former section the descending limb of the frontal is shown lying between the eyeball

and the brain, its ventral end turning mesially at a sharp angle and nearly meeting its fellow of the opposite side in the median line. The trabecula of either side lies slightly ventral to this turned in ventral end of the related frontal and slightly dorsal to the lateral edge of the parasphenoid, thus here having no contact whatever with the primitive cranial wall. In the transverse section of *Tropidonotus* above referred to, the descending limb of the parietal is shown almost reaching the trabeculo-polar bar, but separated from it by a line of connective tissue. Each trabeculo-polar bar lies in the V-shaped lateral edge of a bone that is called by DE BEER the basisphenoid but has the appearance of being a purely dermal parasphenoid. If it be the latter bone, the trabeculo-polar bars are here wholly cut off by it from any contact with the primitive cranial wall, and the conditions strongly recall those in *Amiurus,* where a corresponding section of each trabeculo-polar bar is similarly cut off by the parasphenoid from any contact with the wall of the primitive cranium (ALLIS, 1928). It is therefore quite certain that in these reptiles the trabeculo-polar bars have no contact with the wall of the primitive cranium at any point between the anterior end of the parachordal plate and the ethmoidal region, and between them there is a primarily extracranial space that forms a direct anterior prolongation of the subpituitary space and opens externally on either side between the bar and the overlying floor of the primitive cranium.

From the hind end of each trabeculo-polar bar a short process is said by GAUPP to project postero-laterally in *Tropidonotus* and, passing ventro-external to the internal carotid artery, to fuse with the parachordal plate posterior to the artery, thus enclosing it in a foramen between the process and the parachordal plate. This process is not named by GAUPP in *Tropidonotus* or described by PEYER in *Vipera,* but it is evidently the homologue of the *processus basitrabecularis* of SCHIINO's descriptions of the crocodile and hence of the *processus infrapolaris* of the bird. No *processus basipterygoideus* is described in the snake.

In a 70 mm embryo of *Vipera,* PEYER says that the basal plate is connected with the anterior portion of the otic capsule by a commissural band which is separated by the *foramen faciale* into two parts, a larger *commissura basicapsularis posterior* and a smaller *commissura basicapsularis anterior.* The latter commissure certainly lies in the primitive cranial wall and is the *commissura prefacialis,* and it is so called by DE BEER in the embryos of the *Ophidia* described by him.

In a 125 mm embryo of *Vipera* a triangular so-called alisphenoid cartilage has developed lateral to the trigemino-profundus ganglion, the point of the triangle projecting dorsally between the *nervi profundus* and the *truncus trigeminus* and fusing with the ventral surface of the anterior cupola of the otic capsule. The base of the triangle is broad and its posterior portion fuses

VOL. 11 1930

with the parachordal plate, its anterior portion projecting forward dorsal to the trabeculo-polar bar and separated from it by a narrow longitudinal opening.

In embryos of *Pseudechis* (DE BEER, 1926) the so-called alisphenoid cartilage of *Vipera* is represented by a short and broad triangular process which projects dorsally between the *nervi profundus* and *trigeminus,* but does not reach the otic capsule. It is said to arise from the basal plate, and the figure given shows that the posterior portion of its base arises from the parachordal plate, its anterior portion arising from the trabeculo-polar bar. Between these two points of attachment to the basal plate, the base of the process is perforated by a long oval foramen which lies wholly anterior to the transverse plane of the trigeminus ganglion and is the evident homologue of the unclosed foramen that, in *Vipera,* lies between the base of the so-called alisphenoid and the underlying trabeculo-polar bar. In embryos of *Tropidonotus* this foramen is shown by DE BEER lying directly ventral to the trigeminus foramen and the *commissura prefacialis* arises from the cartilage that forms its dorsal boundary. Immediately anterior to this foramen a short blunt process arises and, projecting dorsally between the *nervi profundus* and *trigeminus,* is considered by DE BEER to represent the entire so-called alisphenoid of *Vipera.*

Anterior to the *commissura prefacialis* and the so-called alisphenoid no cartilage develops in the orbital region of the cranium excepting only the trabeculo-polar bars. Two membranous walls are, however, here described in early embryos, and there is difference of opinion as to their homologies. The descending limb of the parietal develops in the lateral one of these two membranous walls. This limb is a tall and broad plate which lies immediately internal to the muscles of the cheek and descends nearly to the trabeculo-polar bar, with which it is connected by connective tissue. Its posterior edge lies slightly anterior to the so-called alisphenoid, its anterior edge bending inward slightly and forming the posterior wall of the orbit and the postero-lateral boundary of the large *foramen orbitale magnum.* The mesial one of the two membranous walls is considered by GAUPP to be a direct anterior prolongation of the tissue in which the *commissura prefacialis* and the wall of the otic capsule develop, and its hind edge is said to be separated from the anterior edge of the commissure by an *incisura prootica* which GAUPP considers to be the homologue of the similarly named incisure of his own descriptions of *Lacerta.* The *nervi profundus* and *trigeminus* issue through this incisure, and anterior to this the membrane is perforated by the *nervi trochlearis, oculomotorius* and *opticus.* The *nervus trigeminus* runs outward in the space between the *commissura prefacialis* and the so-called alisphenoid and separates into its two branches, the *ramus maxillaris* turning forward lateral both to the so-called alisphenoid and the descending limb of the

parietal. The *nervus profundus* (*trigeminus 1*) runs forward mesial to the so-called alisphenoid and then onward mesial to the descending limb of the parietal, and joining the *nervi trochlearis, oculomotorius* and *opticus* issues with them through the *foramen orbitale magnum*. The *nervus facialis* issues through the *foramen faciale*, between the *commissura prefacialis* and the otic capsule, and separates into its two branches, the *rami hyomandibularis* and *palatinus*, the latter nerve running downward lateral to both the trabeculo-polar bar and the *processus infrapolaris* and then forward along the ventral surface of the trabeculo-polar bar. The *nervus abducens* is said to perforate the basal plate and joining the *nervi profundus, oculomotorius, trochlearis* and *opticus*, to issue with them into the orbit.

Because of the relations of these several nerves to the two walls described by him in this region, GAUPP considers the mesial one of the two to be the wall of the primitive cranium. The space between this wall and the lateral one is then said to be a primarily extracranial space secondarily added to the cranial cavity by the development of the descending limb of the parietal. PEYER and DE BEER, however, both consider the lateral one of the two walls to be the wall of the primitive cranium, the mesial wall being simply the *dura mater*, and DE BEER further says that the *dura mater* has here become detached from the perichondrial lining of the primitive cranial wall and that the space between these two membranes is therefore epidural or intramural and not extracranial. The courses of the veins and nerves and their relations to the so-called alisphenoid are, however, not favourable to this view.

In the figure of a model of the head of an early embryo of *Tropidonotus*, DE BEER shows the *vena capitis media* running posteriorly internal to the descending limb of the parietal and, posterior to that bone, passing internal to the so-called alisphenoid. Its further course is not given, but it must here have been primarily connected with the *vena capitis lateralis* by a commissural vessel which passed upward between the *nervi trigeminus* and *facialis*. It is, therefore, possible that the dorsal portion of this commissural vessel may be represented in a vein that is shown, in the figure, beginning immediately dorsal to the trigeminus ganglion and from there running posteriorly to join the *vena supraorbitalis* and together with it form the *vena capitis lateralis*. The *vena supraorbitalis* is called by DE BEER the *vena capitis lateralis*, but it runs forward lateral to the so-called alisphenoid and lateral to the descending limb of the parietal, which are the relations that the *vena supraorbitalis* of *Amia* and the Teleostei has to the pedicel of the alisphenoid and the lateral wall of the cranium in the orbital region. Posterior to the so-called alisphenoid, the *vena capitis lateralis* lies along the lateral surface of the otic capsule.

The relations of the nerves and veins in this part of the head of these reptiles to the so-called alisphenoid and the descending limb of the parietal are thus similar to those of the same nerves and veins to the *processus*

VOL. 11 1930

ascendens quadrati and the descending process of the parietal of the *Chelonia*, and to the pedicel of the alisphenoid of *Amia*. The space traversed by these nerves and veins must therefore be an atriopituitary space, directly continuous ventro-mesially with the anterior prolongation above described of the subpituitary space. Posterior to the so-called alisphenoid, the posttrigeminus portion of the trigemino-facialis chamber and the lateropituitary space are present but without lateral bounding walls, the trigemino-facialis chamber being directly continuous with the atriopituitary space and the lateropituitary space opening into both the atriopituitary and subpituitary spaces through the enclosed or unenclosed foramen between the base of the so-called alisphenoid and the underlying trabeculo-polar bar.

The atriopituitary and subpituitary spaces above described were certainly primarily extracranial, and there must therefore have been, at some stage of development, a membrane lying between them and the brain and forming the wall of this part of the primitive membranous cranium. This is in accord with GAUPP's conclusion that the membrane said by him to be perforated by the pretrigeminus nerves is the wall of the primitive cranium and the descending limb of the parietal a primarily extracranial structure. It is, however, not in accord with DE BEER's conclusion that the membrane described by GAUPP is simply the *dura mater*, the wall of the primitive cranium being formed by the descending limb of the parietal. The *dura mater* of vertebrates is said by GELVEDEN (1925) to be developed from the internal layers of the tissue that forms the wall of the primitive cranium, and the *vena cardinalis anterior* and its derivative, the *vena capitis lateralis*, are generally considered to lie primarily external to this wall. The *vena cardinalis anterior* of the *Ophidia* would therefore, according to DE BEER's conclusions, first perforate that part of the primitive cranial wall that lies external to the part that forms the *dura mater*, would run posteriorly between these two parts of the wall and then again perforate the lateral part of the wall to reach its external surface; and this seems wholly improbable.

The quadrate of the 70 mm embryo of *Vipera* extends from above downward and forward, and its articular end lies slightly ventral to the plane of the floor of the otic capsule. In the 125 mm embryo the quadrate extends from above downward and backward, and its articular end lies posterior to the hind end of the otic capsule. The quadrate has therefore not only swung downward and backward, as in *Rana*, but has also been carried bodily considerably dorso-posteriorly. This has detached the quadrate from its *processus ascendens*, and that process has acquired two attachments to the neurocranium, one with the parachordal, which forms part of the wall of the primitive cranium, and the other with the trabeculo-polar bar, which is here wholly detached from the primitive cranial wall. The former connection would seem

to correspond to the little plate of bone or cartilage that forms the floor of the *pars jugularis* of the trigemino-facialis chamber of the Teleostei, the other connection corresponding to the floor of the orbital opening of the atriopituitary space of *Amia*. The relations of the process to the nerves and blood vessels of the region have not been changed, and the process corresponds definitely to the pedicel of the alisphenoid of *Amia*, and the space between its two connections with the neurocranium leads, as already stated, from the lateropituitary space into the atriopituitary and subpituitary ones. The lateral wall and floor of the posttrigeminus portion of the *antrum petrosum laterale* have been completely broken down except only a part of the floor that persists as the *processus infrapolaris*. The *processus metapterygoideus* and the reptilian otic process have either not developed or been suppressed. Associated with the posterior shifting of the palatoquadrate, the space between the otic capsule and the external opening of the orbit has been greatly lengthened, and as the *processus ascendens* was not correspondingly broadened, the descending process of the parietal, already developed in the *Chelonia*, has been broadened and lengthened to form the anterior portion of the lateral wall of this part of the antrum.

VOL. 11 1930

It is therefore quite certain that the wall of the primitive cranium of these reptiles lies internal to the *processus ascendens* (so-called alisphenoid) and the descending limb of the parietal; but it nevertheless seems probable that the *dura mater* becomes detached, in places, from the remainder of the primitive wall, as DE BEER suggests, for in transverse sections through the otic capsule of *Vipera* PEYER shows a membrane which is apparently the *dura mater* lying slightly dorsal to the parachordal plate. The conditions here would thus seem to resemble those in the spinal canal of man, where the *dura mater* is separated from the walls of the canal by an epidural space. If, anterior to the otic capsule, this same separation of the *dura mater* has taken place, the remaining, external portion of the wall of the primitive cranium has been wholly dispersed, for there is no indication of a membrane that could represent it. In a figure of a transverse section through the *processus ascendens* (so-called columella) of *Tropidonotus*, DE BEER shows the anterior cupola of the otic capsule cut transversely. This projecting corner of the otic capsule certainly forms part of the wall of the primitive cranium, and it projects forward lateral to the preotic portion of that wall. The so-called *dura mater* of DE BEER's descriptions lies about midway between this part of the otic capsule and the brain, and no other membrane of any kind is either shown in the figure or described. It must therefore be, either that this so-called *dura mater* forms the entire preotic wall of the primitive cranium, or that the extradural portion of that wall has been entirely dispersed. A large vertically placed venous sinus has been cut in the section, lying

between the so-called *dura mater* and the otic capsule, and it is called the *vena capitis medialis*. It must, however, be the *vena cerebri media*, and its position external to the so-called *dura mater* would seem to be favourable to the view that the extradural portion of the primitive wall has here been completely broken down and dispersed.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS.

The cartilaginous bars of all the visceral arches of the fishes, Amphibia and Reptilia are currently considered to have been primarily independent of the axial skeleton and this is here accepted as correct. These bars were certainly connected with the axial skeleton by either ligamentous or muscular tissues, and this applies to the mandibular as well as to the other arches. The suspension of those parts of the mandibular bar that later form the jaws was therefore streptostylic, and this primary streptostylism has been retained in the postmandibular arches of all the recent gnathostome fishes.

The dorsal end of the mandibular bar later fused with the axial skeleton, but as the pharyngeal and epal elements of the arch had already been segmented from each other, the suspension of the jaws was still streptostylic. Still later, when the pharyngeal elements of the mandibular and premandibular arches became incorporated in the neurocranium as the trabeculo-polar bars, this condition of secondary streptostylism became even more marked, and it is probable that it was a common possession of all vertebrates at some period of development.

Before or soon after this stage of development, the bars of the mandibular and premandibular arches acquired in the ancestors of certain vertebrates the sigma-shape, and this has apparently been retained unchanged in the recent nondipnoan fishes. In the recent Teleostomi and Plagiostomi the suspension of the jaws has remained streptostylic, but in the Holocephali it has become monimostylic by the fusion of the dorsal end of the epimandibula (quadrate) with the neurocranium. The dorso-posterior corner of the quadrate of the latter fishes may fuse with the otic capsule (*Chimæra*) and there has been much question as to just what the homology of this part of the quadrate is. I formerly considered it to be the homologue of the *processus metapterygoideus* of other fishes, but my present work leads me to consider it the homologue of the so-called *processus oticus* of the crocodile and turtle and hence formed by the *pars metapterygoidea* of the quadrate.

In the ancestors of certain other vertebrates the bar of the mandibular arch either retained, or reacquired at some stage of development, the apparently more primitive L-shape; the shank of the L being formed by the epimandibula and projecting from above downward and for-

ward, and the foot of the L being formed by the ventral half of the bar of the arch and projecting ventro-antero-mesially. This form of arch is characteristic, at some stage of development, of the recent Dipnoi, Amphibia and Reptilia, and associated with it the suspension of the jaws has become monimostylic by the fusion with the neurocranium of certain processes developed in relation to the quadrate. In certain of the recent Gymnophiona and Ophidia this cartilaginous connection of the quadrate with the neurocranium has been lost and a tertiary streptostylism has resulted.

In most if not all of the vertebrates here under consideration, there is a median subpituitary space and, on either side, an *antrum petrosum laterale,* but these spaces differ markedly in extent and in the character of their lateral bounding walls. Both spaces were primarily extracranial and continuous with each other, and they only become separated when the related portions of the trabeculo-polar bars fuse with the primitive cranial wall. The *pars ganglionaris* of the trigemino-facialis chamber may be added to the antrum.

VOL. 11 1930

The pituitary vein lies primarily external to the wall of the primitive cranium and, beginning in the subpituitary space, runs outward from there into the antrum to fall into the prefacialis portion of the *vena cardinalis anterior.* It therefore necessarily passes dorsal to the trabeculo-polar bar, and when the related portion of this bar becomes closely apposed to the wall of the primitive cranium the vein may be pinched off before it falls into the *vena cardinalis anterior.* The pituitary region is then drained by intracranial veins and this is apparently the condition in certain of the Amphibia and Reptilia, but the descriptions are not definite as to this.

The *antrum petrosum laterale,* when complete, has pretrigeminus and posttrigeminus portions directly continuous with each other. In the streptostylic fishes the lateral walls of these two parts of the antrum, when present, are formed, respectively, by what I consider to be pretrigeminus and posttrigeminus branchial-ray bars, the former forming the pedicel of the alisphenoid and the latter some part of the postorbital process of the neurocranium. The *processus basipterygoideus* and the *commissura postpalatina* form parts of these walls, the *processus basipterygoideus* possibly being of independent origin, the *commissura postpalatina* lying posterior to the process and being formed by a part of the posttrigeminus branchial-ray bar. The lateral wall of each of these two parts of the antrum may be strengthened by a process of the parasphenoid which grows upward along its external surface.

In the Holocephali, which are monimostylic, the pretrigeminus portion of the antrum is apparently without lateral bounding wall, and there is neither *processus basipterygoideus* nor *commissura postpalatina* rekognizable. The posttrigeminus portion of the antrum has no floor and its lateral wall is apparently formed by the *pars metapterygoidea* of the quadrate and not by the *processus metapterygoideus,* as already explained.

In the Dipnoi, Amphibia and Reptilia the floor of the antrum is formed in varying proportions by the *processus basalis,* the *processus basipterygoideus* and the *commissura postpalatina.* The *processus basipterygoideus* and *commissura postpalatina* of these vertebrates are the homologues of the similarly named structures in the ventral portion of the lateral wall of the antrum of the streptostylic fishes, and this strongly suggests that in the ancestors of the Dipnoi, Amphibia and Reptilia the dorso-mesial edge of the quadrate came in contact with the bulging lateral wall of an antrum similar to that in the streptostylic fishes and there fused with it, thus definitely separating the floor of the antrum from its lateral wall. The *processus basipterygoideus* and the *commissura postpalatina* of this group of vertebrates would therefore be of the same origin as the similarly named structures in fishes, and the *processus basalis* might be either of branchial-ray or quadrate origin, or partly of each.

The lateral wall of the antrum of larvæ of *Rana* is formed by the *processus ascendens* of the quadrate and the larval otic process, and these two processes are apparently the homologues of the dorsal portions of the pretrigeminus and posttrigeminus portions of the lateral wall of the antrum of the streptostylic fishes and accordingly of branchial-ray origin. These two processes are said to disappear during metamorphosis, excepting the dorsal portion of the larval otic process which persists as the *crista parotica,* that crista having the position of a dorsal portion of the postorbital process of fishes. It is, however, possible that the ventral portion of the larval otic process may persist as membrane lining the mesial surface of the skeletal lateral wall of this part of the antrum of the adult *Rana* and that of the other monimostylic members of this group. The actual skeletal wall of this part of the antrum is formed either by the *pars metapterygoidea* or the *processus metapterygoideus,* but opinions vary as to the extent to which these two parts of the quadrate enter into it. According to DE BEER and SCHMALHAUSEN it is formed in *Ceratodus* wholly by the *processus metapterygoideus,* but according to GAUPP it is formed, in the adult *Rana,* almost entirely by the *pars metapterygoidea,* the *processus muscularis* (*metapterygoideus*) being utilized simply to form a small plate-like process which projects latero-ventrally from the posterior portion of the *crista parotica;* and the development of the muscles of the arch favours the latter view.

In the branchial arches of all the recent nondipnoan gnathostome fishes, excepting possibly certain of the Elasmobranchii, a more or less important levator muscle is developed, but the manner of its development is said by EDGEWORTH (1911, 1925, 1928) to not be the same in all of these fishes and even to not be the same in all of the arches of the same fish. Each of the levator muscles of the anterior branchial arches has its origin on the neurocranium and its insertion in the arterial groove on the external surface of the

epibranchial of the related arch. The cartilaginous bars of these arches are of the primary streptostylic type, and as the bar of the mandibular arch was probably of this same type at some stage in the phylogenetic development of all gnathostome vertebrates, it seems quite certain that at that period there was in this arch a levator muscle similar to that actually present in the branchial arches of recent fishes. The development of the muscles of this arch is, however, said by EDGEWORTH to be unfavourable to the view that this muscle was developed in the ancestors of the recent Dipnoi and Amphibia.

In the branchial arches of early embryos of all vertebrates the constrictor muscle is said to primarily be a continuous band lying external to the bar of the arch, but in certain of the arches of certain of the recent streptostylic fishes the deeper fibers of this band are said by EDGEWORTH to acquire a position internal to the bar, and are then cut out of the remainder of the band to form the adductor muscle of the arch. The cut ends of those deeper fibers of that part of the band that lies dorsal to this adductor quite certainly acquired insertion in the arterial groove on the external surface of the epibranchial and so presented an early stage in the development of a levator muscle, and I found this muscle so represented in certain of the Selachii (ALLIS, 1917). Just how these levator muscles are developed when there is no adductor in the arch is not stated by EDGEWORTH, but it is probable that certain of the deeper fibers of the primitive constrictor simply acquired insertion on the epibranchial.

In the mandibular arch the entire constrictor muscle is said by EDGEWORTH to slip over onto the antero-lateral surface of the bar of the arch, and in the recent streptostylic fishes to become segmented transversely into three parts, a dorsal levator, a middle adductor and a ventral intermandibularis. The line of the cut between the adductor and the intermandibularis lies directly above the antero-lateral edge of the ceratomandibula (MECKEL's cartilage), and in the Selachii the line of the cut between the adductor and levator is said to be similarly related to the *processus palato-basalis* (*orbitalis*); but in early embryos of the Teleostomi considered, the dorsal portion of the constrictor apparently lies wholly posterior to the dorsal end of the bar of the arch and hence in no relation to the antero-lateral edge of the epimandibula. It nevertheless seems probable that the constrictor muscle was primarily cut through along both these lines as the result of pressure against the underlying edges of the cerato- and epi-mandibula, just as in certain of the recent Selachii one or more segments are cut off from the dorsal and ventral ends of the superficial constrictors of the branchial arches along the lines where the muscle passes over the underlying extrabranchials (ALLIS, 1917). This condition is apparently not transmitted by inheritence and if the extrabranchials were not to be developed the muscle-band would probably remain entire.

VOL. 11 1930

If the levator muscle of the mandibular arch is cut off in this manner from the entire dorsal end of the constrictor muscle, it is evident that the *processus metapterygoideus,* which lies lateral to the levator muscle between it and the adductor, could not have been developed until after the two muscles had been completely segmented from each other. This favours the view that this process is simply a hypertrophied portion of the ridge that forms the antero-lateral edge of the arterial groove on the external surface of the epimandibula, and not a special and independent process developed wholly in relation to these muscles.

In the Holocephali the epimandibula (quadrate) has become immovable because of the fusion of its dorsal end with the neurocranium, but this condition was necessarily preceeded by secondary and primary streptostylic conditions and, furthermore, the bars of the branchial arches of these fishes are actually of the primary streptostylic type. There are, however, no levator muscles described either in the mandibular or branchial arches and there is probably no *processus metapterygoideus,* as already explained.

In the Dipnoi and Amphibia the entire constrictor muscle of the mandibular arch is said by EDGEWORTH to slip over onto the antero-lateral surface of the bar of the arch and there to become segmented into two portions instead of three, the dorsal one of the two corresponding to the levator and adductor muscles, together, of the streptostylic fishes and the ventral one to the intermandibularis. The dorsal one of these two portions is then split longitudinally into *musculi levatores mandibulæ anterior* and *posterior,* and from the external surface of the former a *musculus levator mandibulæ externus* (*masseter*) is differentiated. No trace was found, at any stage of development, of a levator muscle segmented from the dorsal end of the constrictor of the arch, and EDGEWORTH considers this to indicate that the unsegmented condition of this part of the constrictor and the associated monimostylic suspension of the jaws are both primitive characters and were not preceeded, phylogenetically, either by a segmented constrictor or a streptostylic suspension of the jaws (EDGEWORTH, 1911, p. 197). This seems to me improbable, for if the trabeculo-polar bars are the pharyngeal elements of the mandibular and premandibular arches, there must have been at some period of phylogenetic development a streptostylic suspension of the jaws, and a levator muscle would have probably been developed in relation to it. When later, the suspension of the jaws became monimostylic, the levator muscle would have simply become reunited with the remainder of the constrictor, provided there were no intervening *processus metapterygoideus* to prevent it. This would probably not be recognizable in ontogeny, but if there were a *processus metapterygoideus,* and it persisted, the levator could not have reunited with the remainder of the constrictor, and would therefore

have had to undergo reduction or dispersion, and this would quite certainly have been repeated in ontogeny.

The development of the muscles in the mandibular arch is thus not favourable to the view that the *processus oticus* of *Ceratodus* and the Urodela is the homologue of the so-called *processus oticus* of *Heptanchus* and it is quite certainly not the homologue of the latter process if it is, as GAUPP concluded, the homologue of the *processus oticus* of the Anura and Reptilia, for the latter process is not a *processus metapterygoideus,* although it may contain some part of it.

Palais Carnolès.
Menton. France.
May 29th 1929.

VOL. 11 1930

LITERATURE.

ALLIS, E. P., Jr. (1903). "The Skull and the cranial and first spinal Muscles and Nerves in Scomber scomber." Journ. Morph. vol. 18. Pt. 1—2.
— (1914). "The pituitary Fossa and the trigemino-facialis chamber in Ceratodus forsteri." Anat. Anz. Bd. 46.
— (1915). "The homologies of the hyomandibula of the gnathostome fishes." Journ. Morph. vol. 26. Pt. 4.
— (1917). "The homologies of the muscles related to the visceral arches of the gnathostome fishes." Quart. Journ. Micr. Sci. vol. 62. Pt. 3.
— (1919). "The myodome and trigemino-facialis chamber in fishes and the corresponding cavities in higher vertebrates." Journ. Morph. vol. 32. Pt. 2.
— (1920). "On certain features of the otic region of the chondrocranium of Lepidosteus, and comparison with other fishes and higher vertebrates." Proc. Zool. Soc. 1919.
— (1922). "The myodome and the trigemino-facialis chamber in the Cœlacanthidæ, Rhizodontidæ and Palæoniscidæ." Journ. Anat. vol. 56. Pt. 2. Cambridge.
— (1923 a). "The postorbital articulation of the palatoquadrate with the neurocranium in the Cœlacanthid fishes." Proc. Zool. Soc. 1923.
— (1923 b). "Are the polar and trabecular cartilages of vertebrate embryos the pharyngeal elements of the mandibular and premandibular arches." Journ. Anat. vol. 58. Pt. I. Cambridge.
— (1928). "Concerning the pituitary fossa, the myodome and the trigemino-facialis chamber in gnathostome fishes." Journ. Anat. vol. 63. Pt. I. Cambridge.
— (1929). "Concerning the course of the efferent mandibular artery in Ceratodus." Journ. Anat. vol. 63. Pt. 2. Cambridge.
BEER, G. R. DE (1926). "Studies of the vertebrate head. Part II. The orbito-temporal region." Quart. Micr. Sci. vol. 70. Pt. 2.
BRIDGE, T. W. (1879). "On the osteology of Polyodon folium." Phil. Trans. of the Royal Soc. Pt. II. 1878.
DRÜNER, L. (1901). "Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen." Zool. Jahrb. Bd. 15. H. 3.

EDGEWORTH, F. H. (1911). "On the morphology of the cranial muscles of some vertebrates." Quart. Micr. Sci. vol. 56. Pt. 2.

— (1923). "On the development of the hypobranchial, branchial and laryngeal muscles of Ceratodus." Quart. Micr. Sci. vol. 67.

— (1925). "On the autostylism of Dipnoi and Amphibia." Journ. Anat. vol. 59. Pt. 3.

— (1928). "The development of some of the cranial muscles of ganoid fishes." Phil. Trans. Royal. Soc. vol. 217.

FUCHS, H. (1912). "Über einige Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Entwickelung des Kopfskelettes von Chelone imbricata." Anat. Anz. Ergänzungsheft zum Bd. 41. H. 3.

GAUPP, E. (1893). "Primordial-cranium und Kieferbogen von Rana fusca." Morph. Arb. Bd. 2. H. 2.

— (1900). "Das Chondrocranium von Lacerta agilis." Anat. Hefte. Bd. 15. H. 49.

— (1902). "Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel." Anat. Hefte. Bd. 19. H. 1.

— (1905—1906). "Die Entwickelung des Kopfskelettes." Handbuch d. vergl. u. experim. Entwickel. von O. Hertwig. Bd. 3.

GELVEDEN, CH. VAN (1925). "Über die Entwickelung der Hirnhäute bei Teleosten." Anat. Anz. Bd. 60. H. 2.

GREIL, A. (1913). "Entwickelungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefässystems von Ceratodus forsteri. Zweiter Teil: Die epigenetische Erwerbung während der Stadien 39—48." Jenaische Denkschriften. Bd. IV.

HOWES, G. B., & SWINNERTON, H. H. (1901). "On the development of the skeleton of the Tuatara, Sphenodon punctatus; with remarks on the egg, on the hatching, and on the hatched young." Trans. Zool. Soc. vol. 16. Pt. 1.

KUNKEL, B. W. (1912). "The development of the skull of Emys lutaria." Journ. Morph. vol. 23. Pt. 4.

PARKER, W. K. (1880). "On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part III." Phil. Trans. of the Royal Soc. 1880.

— (1881). "On the development of the skull of Lepidosteus osseus." Phil. Trans. of the Royal Soc. vol. 173.

— (1882). "On the structure and development of the skull in Sturgeons (Acipenser ruthenus and Acipenser sturio)." Phil. Trans. of the Royal Soc. vol. 173.

PEYER, B. (1912). "Die Entwicklung des Schädelskelettes von Vipera aspis." Morph. Jahrb. Bd. 44. H. 4.

PLATT, J. (1897). "The development of the cartilaginous skull and the branchial and hypoglossal musculature in Necturus." Morph. Jahrb. Bd. 25. H. 3.

SCHIINO, K. (1914). "Studien zur Kenntnis des Wirbeltierkopfes. I. Das Chondrocranium von Crocodilus mit Berücksichtigung der Gehirnnerven und der Kopfgefässe." Anat. Hefte. Bd. 50. H. 151

SEWERTZOFF, N. A. (1900). "Zur Entwicklungsgeschichte von Ascalabotes fascicularis." Anat. Anz. Bd. 18.

— 1902. "Zur Entwickelungsgeschichte des Ceratodus forsteri." Anat. Anz. Bd. 21.

SCHMALHAUSEN, J. J. (1923). "Über die Autostylie der Dipnoi und der Tetrapoda." Anat. Anz. Bd. 56.

STENSIÖ, ERIK A:SON (1921). "Triassic Fishes from Spitzbergen." Pt. I. Vienna.

— (1925). "Triassic Fishes from Spitzbergen." Pt. 2. Stockholm.

DIE ENTWICKLUNG DES DARMS VON ACIPENSER

VON

L. NEUMAYER,

München.

Mit 85 Textfiguren und 5 Tafeln.

VOL.
11
1930

Die Ganoiden der Gegenwart stellen schwache Überreste einer alten, vielgestaltigen Vertebratengruppe dar, welche in der paläozoischen und mesozoischen Epoche ihre reichste Entwicklung besass, und die ältesten fossil erhaltenen Fische gleichen morphologisch in vieler Hinsicht den Ganoiden.

Zahlreiche anatomische Merkmale haben I. MÜLLER[1] veranlasst, die Ganoiden als eigene Unterklasse zwischen die Elasmobrancher und Knochenfische einzureihen, eine Stellung, welche bei den fossilen Ganoiden im besonderen die Familie der Leptolepiden einnimmt, welche von der Ganoidengruppe der Amioidei unmittelbar zu den physostomen Teleostiern hinüberleitet.

Dieser Übergang wird bei den rezenten Ganoiden durch die Knochenganoiden derart vermittelt, dass von der Gruppe der Knorpelganoiden zu den Teleostiern eine scharfe Grenze kaum festzustellen ist.

In vergleichend anatomischer Hinsicht spielt bei diesen Formen eine bedeutungsvolle Rolle der Darmkanal. Durch Untersuchungen hat sich ergeben, dass sowohl den rezenten als auch den fossilen Ganoiden ein Spiraldarm eigen ist, dem bei den rezenten Formen, wie bei Acipenser und Lepidosteus, eine klappenfreie, in eine Schlinge gelegte Strecke des Mitteldarms vorausgeht, deren Existenz bei den fossilen Formen noch nicht erwiesen ist. Diese Anordnung des Darmkanals in Spiralen und Schlingen lässt sonach Acipenser als eine Übergangsform erscheinen, welche die den primitiven Elasmobranchern eigene Spiralklappe des Darms zugleich mit der für die höher stehenden Vertebraten charakteristischen Anordnung in Darmschlingen vereinigt.

Während wir eingehende Kenntnis über die Genese der beiden Haupttypen, des spiralig gedrehten und des in Schlingen angeordneten Darms besitzen und auch Versuche vorliegen, die sich hiebei abspielenden Vorgänge mechanisch zu erklären, hat die kombinierte Form, wie sie Acipenser aufweist, bis jetzt keine Darstellung gefunden.

Für die vorliegende Untersuchung stand mir Material von *Acipenser ruthenus, sturio* und *stellatus* zur Verfügung, das ich zum Teil Herrn Prof. Dr. A. N. SEWERTZOFF verdanke. Ich schicke voraus, dass die im folgenden beschriebenen Entwicklungsvorgänge im wesentlichen bei allen drei Formen von Acipenser in derselben Weise verlaufen.

Über die frühesten Entwicklungsstadien des Darms hat SALENSKY[2] bei *Acipenser ruthenus* berichtet. Es ergibt sich daraus, dass das Entoderm im Bereiche des Embryos aus einer einzigen Lage von Zellen besteht, welche das Dach der Urdarmhöhle zusammensetzen, während der Boden von einer dicken Lage von Zellen, reich an Dotterkörnern, gebildet wird. Gleichzeitig mit der Gliederung des Embryos in Kopf, Rumpf und Schwanz tritt eine Teilung des Urdarms in einen vorderen, mittleren und hinteren Abschnitt auf. Aus dem vorderen entwickelt sich der Pharynx mit den Kiementaschen, aus dem mittleren der Magen mit dem Mitteldarm, aus dem hinteren der Enddarm. Bald nach dem Schlusse des Medullarrohres verlieren die zentral gelegenen Dotterzellen ihre Kerne und ihre scharfe Grenze. Sie bilden eine einzige Dottermasse, und nur in der Peripherie dieser behalten die Randzellen ihre typische zellulare Struktur mit deutlichen Grenzen bei. Aus ihnen und dem Dache der Urdarmhöhle bildet sich später die Wand des Magens und des Darms. Die zentrale Dottermasse vergrössert sich, füllt schliesslich die ganze primitive Darmhöhle aus und kommt somit in direkte Berührung mit der dorsalen Darmwand, so dass noch einige Zeit nach dem Ausschlüpfen der ganze Darm eine solide Dottermasse enthält, welche zur Ernährung des Embryos dient und die dorsal vom Dache der Urdarmhöhle, im übrigen Bereich von den Zellen des Dotterentoderms umschlossen wird.

Der hintere Abschnitt der primitiven Darmhöhle, der spätere Enddarm, bildet einen kurzen, zylindrischen Kanal, welcher parallel zur Längsachse des Eies liegt; nach hinten mündet er in den Blastoporus aus und dorsal steht er durch den *Canalis neurentericus* mit dem Medullarrohr in Verbindung.

Nach dem Schlusse des Blastoporus, der zeitlich nach dem Schlusse der Medullarrinne zum Medullarrohr erfolgt, kommt es bald zur Bildung des Schwanzes. Er tritt dort in Erscheinung, wo die Stelle des Blastoporus war, und bildet einen kleinen Höcker, in den sich alle Komponenten der Embryonalanlage fortsetzen. In seiner ganzen Länge ist der im Schwanzteil der Embryonalanlage gelegene Abschnitt des Darms, nach SALENSKY[2] das Rektum, von dem Rückenmark durch die *Chordà dorsalis* getrennt.

Im hinteren Bereiche des Schwanzes vereinigt sich das Rektum mit dem Rückenmark durch einen beide Anlagen verbindenden Kanal, den *Canalis neurentericus,* der um die kaudale Spitze der Chorda in ventrodorsaler Richtung zieht und der dasselbe Kaliber wie Rückenmark und Darm aufweist. Wenn der Schwanz ungefähr eine Länge von ¾ mm erreicht hat, bildet sich der Anus zunächst in Form eines kleinen Höckers, der nahe an der Basis

des Schwanzes gelegen ist. Das Rektum erweitert sich in diesem Bereich zu einem sackförmigen Divertikel, das sich gegen das Exoderm des Analhöckers erstreckt und mit diesem verschmilzt. An dieser Vereinigungsstelle tritt eine Öffnung im Exoderm auf, welche den Anus darstellt. Jenen Abschnitt des Rektums, welcher die Verbindung dieses Darmabschnittes mit dem Medullarrohr auch noch zu dieser Zeit bildet, bezeichnet SALENSKY[2] als postanalen Teil des Darms.

Er besteht noch längere Zeit während der Embryonalentwicklung fort und erfährt hierbei Veränderungen, welche schliesslich zu einer vollkommenen Atrophie führen. Sein Lumen verkleinert sich allmählich, indem sich die Wandungen immer mehr nähern; hierauf verschwindet das Lumen und das ganze Gebilde verwandelt sich in einen kompakten Strang, der den Anus

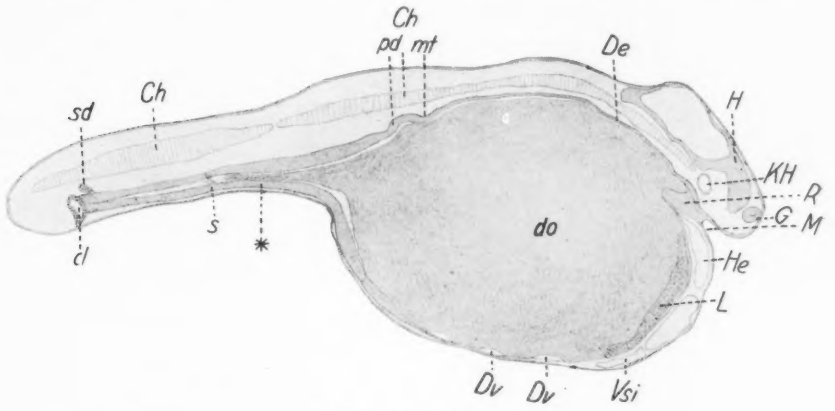


Fig. 1. Vergr. 12 ×.

mit dem *Canalis neurentericus* verbindet. Mit Abschluss der Entwicklung verschwindet auch dieser Strang vollständig und damit jede Verbindung zwischen Darm und Medullarrohr. So lauten die einschlägigen Angaben SALENSKYS[2] über die Entwicklung des Darms beim Sterlet. Kurze, die Ontogenese des Ganoidendarms älterer Stadien betreffende Angaben finden sich noch bei BALFOUR[3] und KUPFFER[4], welche unten Berücksichtigung finden werden.

Mit den ältesten von SALENSKY[2] beschriebenen Stadien der Darmentwicklung des Sterlets stehen im wesentlichen die Befunde im Einklang, welche die mir zur Verfügung stehenden Serien von *Acipenser sturio* und *ruthenus* unmittelbar vor dem Ausschlüpfen bieten.

Bei einem *Acipenser sturio* 81 Stunden nach der Befruchtung bildet der Dotter noch eine grosse, ellipsoide Masse, von welcher sich oral und kaudal die Embryonalanlage abgehoben hat. Ich bilde auf einem paramedianen Sagittalschnitt in Fig. 1 ein gleichaltriges Stadium ab. Im oralen und dorsalen

Gebiete des Dotters (*do*) wird die konkav nach oben und hinten einschneidende Mundbucht (*M*) durch die hier lateral getroffene, aus exo- und entodermalem Anteil bestehende Rachenhaut (*R*) abgeschlossen. Eine Grenze zwischen Exo- und Entoderm ist nicht mit Sicherheit festzustellen; es handelt sich um eine massive Zellplatte, welche aus mehreren Lagen dotterreicher Zellen in epithelialer Anordnung besteht. Von dieser zum Teil im Bereiche der späteren Kiemenregion gelegenen Zellmasse erstrecken sich seitlich epitheliale Wülste, welche den noch kompakten Anlagen von Schlundtaschen entsprechen, die mit dem Ektoderm in Kontakt stehen. Verfolgt man den Schnitt im dorsalen Bereich des Dotters kaudalwärts, so sieht man als dorsale Begrenzung des von zahlreichen Höhlen — in der Fig. 1 nicht eingezeichnet — durchsetzten Dotters eine Epithelschicht (*De*), den Dachteil des Dotterentoderms. Im oralen Bereich aus niederen kubischen Zellen gebildet nimmt das Epithel kaudalwärts an Höhe zu und bildet gegen das Ende der walzenförmigen Dottermasse eine von der Mediane nach rechts verlagerte dorsalkonvexe Kuppe (*pd*), welche, wie spätere Stadien ergeben, mit dem von KUPFFER[4] bei 4 Tage alten Acipenserembryonen beschriebenen Pankreasdivertikel homolog ist. Über die Genese desselben berichtet KUPFFER[4], dass sich kurz vor dem Ausschlüpfen, in der ersten Hälfte des 4. Tages nach der Befruchtung, und zwar gleichzeitig mit dem Anfange der Leberbildung an der dorsalen Wand der hinteren Hälfte des Dotterdarms ein Divertikel bildet. Es liegt hart hinter der in den Dotter ventralwärts vordringenden Entodermfalte, die KUPFFER[4] als „Mitteldarmfalte" bezeichnet, zwischen deren Blätter das Viszeralblatt hineinwuchert. Dieses Divertikel zeigt eine weite Mündung, besteht aber, wie ich an jüngeren Stadien feststellen konnte, schon 81 Stunden nach der Befruchtung als flache Kuppe, die sich in der Folge immer mehr abschnürt, während die Mitteldarmfalte zu dieser Zeit erst als seichte Rinne (*mf*) oral von der Pankreasanlage aufgetreten ist. Während im Bereiche der dorsalen Pankreasanlage die Zellen einen deutlichen epithelialen Charakter und zylindrische Form mit basal stehenden Kernen aufweisen, ist kaudal von der Pankreasanlage die Abgrenzung der das Darmdach zusammensetzenden Zellen schwieriger, das Protoplasma dotterreicher; die Kerne aber sind deutlich erkennbar und, wie Querschnitte zeigen, in zwei bis drei Reihen übereinander angeordnet. So wie am Dache des Dotterentoderms sind auch auf dem ganzen Querschnitt die Zellen der Darmwand angeordnet, soweit sich der kaudale Darm (von Marke * ab in Fig. 1) erstreckt. Der vor dieser Marke gelegene Teil des ventralen Dotterentoderms, etwa bis in die Ebene der vorderen Begrenzungsfurche der dorsalen Pankreasanlage, verliert allmählich den epithelialen Charakter, die Kerne nehmen in kaudaloraler Richtung an Zahl ebenso wie das Dotterentoderm an Höhe ab. Doch ist bis zu der oben angegebenen Querschnittsebene noch eine deutliche Gliederung der ventralen Dottermasse in eine kortikale, kompaktere, von feinkörnigerem Dotter ge-

bildete Zone und in eine zentrale Dottermasse zu erkennen, welche von grösseren Vakuolen durchsetzt wird und grössere Dotterschollen aufweist. Diese Gliederung in einen kortikalen und einen zentralen Abschnitt des Dotters verwischt sich oralwärts immer mehr, in die Oberfläche des Dotters sind zahlreiche Anschnitte von Dottervenen (*Dv*) eingelagert. Dieses Bild ändert sich im ventral-oralen Teil der Embryonalanlage. Hier grenzt sich dorsal von der Subintestinalvene (*Vsi*) bis hinter die Herzanlage (*He*) reichend ein marginales Feld vom Dotter ab, welches auf dem paramedianen Sagittalschnitt (Fig. 1, *L*) punktiert eingetragen ist. Es ist in seiner ganzen Ausdehnung eine etwa linsenförmige Plakode, die nach rechts weiter als nach links von der Mediane sich erstreckt. Hier ist der Dotter kompakter, am Grunde von vielen Pigmentkörnchen durchsetzt, die Dotterplättchen sind kleiner, blasser und die Vakuolen an Zahl und Ausdehnung vermindert. Besonders auffallend ist hier die grössere Anzahl der Kerne, welche, durch Kernfarbstoffe intensiv gefärbt, dieses Gebiet deutlich markiert und begrenzt zeigen. Dorsal von dieser Bildung weist die kortikale Dotterzone epitheliale Anordnung auf, welche sich bis an das Epithelmassiv der Rachenhaut erstreckt. In ähnlicher Weise finde ich diese plakodenförmige Bildung bei Embryonen 64 Stunden nach der Befruchtung, wenn auch etwas kleiner an Ausdehnung, und schon bei 57 Stunden — nach der Befruchtung — alten Stadien ist an derselben Stelle eine stärkere Anhäufung von Kernen zu sehen. Bei keinem dieser Stadien besteht aber irgendeine Beziehung resp. Verbindung durch einen Gang oder Spalt mit dem dorsalen Dottergebiet, diese Anlage ist vielmehr allerseits gegen den Dotter deutlich abgegrenzt und ohne jede Spur einer Höhlung.

Nach allem, was ein Vergleich dieser Stadien mit älteren ergibt, handelt es sich hier um die früheste Anlage der Leber, welche als eine autochthone durch das Auftreten zahlreicher Kerne im Dotter deutlich abgegrenzte Bildung zu erkennen ist, ohne eine Abgrenzung in Zellen zu zeigen. Über ihre Genese bei Ganoiden liegen Angaben vor von NICOLAS[6] bei *Acipenser ruthenus,* von BALFOUR[3] und KUPFFER[4] bei älteren Stadien von *Acipenser ruthenus* resp. *Acipenser sturio*; bei Knochenganoiden behandeln ihre Entwicklung DEAN[7] und PIPER[8] bei *Amia calva.* Den Angaben dieser Autoren schicke ich voraus, dass ihren Untersuchungen durchaus spätere Stadien der Leberentwicklung zugrunde liegen. So fand BALFOUR[3] den Dotter fast durchaus vor der Leberanlage als einen erweiterten Abschnitt des Magens. Auch die von BALFOUR[3] gegebene Abbildung einer Acipenserlarve zeigt den Dotter vor dem als Darm bezeichneten Abschnitt und dem daraus ventral hervorgehenden Lebergang, während die Leber ventral und nach hinten vom Dotter eingezeichnet ist. Unbestimmt und jedenfalls den ersten Entwicklungsvorgängen vorauseilend sind die Angaben BALFOURS[3] über die Leberentwicklung; nach ihm entsteht die Leber hinter dem Magen und wächst nach der

VOL. 11 1930

Resorption des Dotters unterhalb des Magens nach vorn, bis sie in unmittelbare Berührung mit dem Herz kommt. Aus dem Anfang des Darms erhebt sich bei einer „Larve von ungefähr 14 mm Länge eine grosse Anzahl von Divertikeln, welche das kompakte drüsige Organ zu bilden bestimmt sind, das sich beim Erwachsenen an dieser Stelle öffnet". Ob sich diese Angaben auf die Anlage der Leber beziehen, wie PIPER[5] annimmt und aus dem Original nicht sicher zu entnehmen ist, erscheint mir fraglich; nach allem, was die Entwicklung des Darms beim Stör zu dieser Zeit zeigt, möchte ich dafürhalten, dass diese, ein kompaktes, drüsiges Organ bildenden Divertikel bei einem Störembryo von 14 mm Länge als *Appendices pyloricæ* anzusprechen sind, welche sich tatsächlich zu dieser Zeit am Anfang des Darms, d. h. zwischen Magen und Dünndarm, befinden.

Hier einschlägig sind die Mitteilungen KUPFFERS[4], der die Angabe BALFOURS[3] bestreitet, dass die Leber fast vollständig hinter dem Dotter liege, während sie sich bei den übrigen Vertebraten vor demselben befinde. Nach KUPFFER[4] geht die Bildung der Leber von der vorderen ventralen Region des Dotterdarms aus, und zwar an der Grenze des ersten und zweiten Viertels der ganzen Länge dieses Abschnittes. Diesen bei älteren Störembryonen — in der ersten Hälfte des 4. Tages nach der Befruchtung — gemachten Befunden schliessen sich eingehende Untersuchungen NICOLAS'[6] bei einem anderen Knorpelganoiden, *Acipenser ruthenus*, an, welcher bei 5 Tage alten Embryonen eine Leberplakode — plaque hépatique — weit kranial und dorsal vom venösen Herzabschnitt beschreibt. Diese Leberplakode wird nach NICOLAS[6] von dotterreichen Zellen gebildet, welche die ventrale Fläche des Dotterdarms bekleiden und in deren welligen Aussenkontur weitlumige Gefässe eingelagert sind. In der Folge — bei 8 Tage alten Embryonen — treten Verdickungen des Epithels und epitheliale Falten auf, welche meist ein Lumen aufweisen, das mit der darüber liegenden Darmhöhle in Verbindung steht. So, wie NICOLAS[6] es beschreibt, finde ich die Leberanlage bei weiter vorgeschrittenen Stadien vom Stör, etwa 81 Stunden nach der Befruchtung, wo sie, dem venösen Herzabschnitt anliegend, oral und ventral am Dotter gefunden wird, während sie schon früher, wie oben (S. 43) beschrieben, bei Embryonen von 57 Stunden nach der Befruchtung in ihren ersten Anfängen als deutlich abgrenzbare Plakode besteht. Bei mehr als 81 Stunden alten Stadien treten Faltungen an der dem Herzen anliegenden Leberfläche auf und in den dazwischenliegenden Buchten, wie auch NICOLAS[6] angibt, blutzellenhaltige Gefässe und Lakunen, die bei 87 Stunden alten Stadien auch im Innern der Leberplakode erscheinen und Endothelbelag zeigen. Die Leberanlage 120 Stunden alter Störe zeigt die dotterreichen Leberzellen in Stränge angeordnet, zwischen denen endothelial begrenzte Kapillaren verlaufen, die, wie die Leberzellenstränge, netzförmig angeordnet sind. Damit ist der Grund-

plan der inneren Struktur der Leber geschaffen, die in der Folge durch Volumzunahme ihre äussere definitive Form erhält.

Diese Art der Leberentwicklung bei *Acipenser sturio* unterscheidet sich von derjenigen der Knochenganoiden, wie sie von PIPER[8] bei *Amia calva* beschrieben wurde, in wesentlichen Punkten. Ich werde hierauf, soweit es die Verhältnisse erfordern, am Schlusse der Abhandlung eingehen, nachdem ich die Formentwicklung des Darmkanals mit seinen Anhangsgebilden in vorgeschritteneren Stadien beschrieben habe.

Ich wende mich wieder der Schilderung des Darms bei dem im Sagittalschnitt (Fig. 1) abgebildeten 81 Stunden — nach der Befruchtung — alten Störembryo zu.

VOL. 11 1930

In bezug auf die Verteilung des Dotters lässt sich die ganze Darmanlage in einen oralen grösseren und in einen kaudalen, sich verjüngenden Schwanzteil gliedern. Während im oralen Abschnitt zu dieser Zeit die Resorption des Dotters in Form grösserer und kleinerer Vakuolen zum Ausdruck kommt, ist im vorderen Schwanzteil der Dotter nur noch als eine feinkörnige Masse zu erkennen, die im kaudalen Teil von der Marke *s* ab vollkommen verschwunden ist, so dass hier ein dotterfreies Lumen des Darms besteht, welches bis nahe an das Ende des Darms reicht. In diesem kaudalsten Abschnitte liegen die Epithelien der Darmwand dicht aneinander, so dass kein Lumen existiert. Das Epithel im Schwanzteil des Darms wird von hohen, nicht deutlich abgrenzbaren dotterreichen Zellen gebildet, die an ihrer Innenseite und an den Grenzen zahlreiche braune Pigmentkörnchen eingelagert zeigen. Die Kerne liegen der Mehrzahl nach gegen das Darmlumen zu in einer bis zwei Reihen angeordnet und nehmen an der Ventralseite am Übergang zum oralen Darmabschnitt rasch an Zahl ab. Eine kurze Strecke vor dem After (Fig. 1, *cl*) geht von der dorsalen Darmwand ein epithelialer Zapfen (Fig. 1, *sd*) von vorn und unten nach hinten und oben; er zieht, auf der Serie lateralwärts verfolgt, unter der Chorda kaudal entlang und gegen das Ende des Rückenmarks empor. Es ist der Rest des Schwanzdarms, der, wie oben angegeben, bei seinem Ursprung epithelialen Charakter trägt, im Inneren Dotterelemente aufweist und gegen sein Ende zu einem dünnen, soliden Strang wird.

Das Lumen des kaudalen Darmabschnittes zeigt an paramedianen Sagittalschnitten, wie er in Fig. 1 wiedergegeben ist, und an Horizontalschnitten eine bis zwei schräg verlaufende epitheliale Leisten, welche vom Boden zum Dache des Darms von unten oral nach oben kaudal ziehen. Sie liegen im mittleren Drittel des Schwanzdarms und verlaufen, zu einer gegen das Darmlumen vorspringenden Spirale rekonstruiert, wie der ausgebildete Spiraldarm von *Acipenser sturio* im Sinne einer von links nach rechts gedrehten Schraube (Fig. 1, *s*).

Ein diesen an der Innenseite der Darmwand verlaufenden Leisten entsprechendes Aussenrelief konnte ich an dem vorliegenden Materiale nicht

erkennen, wohl aber bei einem um 6 Stunden älteren Embryo (87 Stunden nach der Befruchtung), dessen Darmanlage in der Tafelfig. I nach einem Plattenmodell abgebildet ist, sehr deutlich das eine kurze Spiralfalte bildende Innenrelief. Das Modell ist, um den dorsalen Bezirk der Embryonalanlage besser zur Anschauung zu bringen, um 25° um seine Längsachse gedreht abgebildet. In der Rekonstruktion wurde von der hintersten, in diesem Stadium bestehenden Schlundtasche (*vt*) bis zur Führungslinie 4 der äussere Kontur des Entoderms resp. des Dotters wiedergegeben. Von hier ab habe ich den Innenkontur des nun ganz epithelialen Darmrohres rekonstruiert, welcher präziser als die äussere Begrenzung die in Betracht kommenden Verhältnisse zeigt.

Zu dieser Zeit ist die Abgliederung des Kopfes, mehr aber noch des Hinterendes des Embryos vom Dotter fortgeschritten. Auf die in der

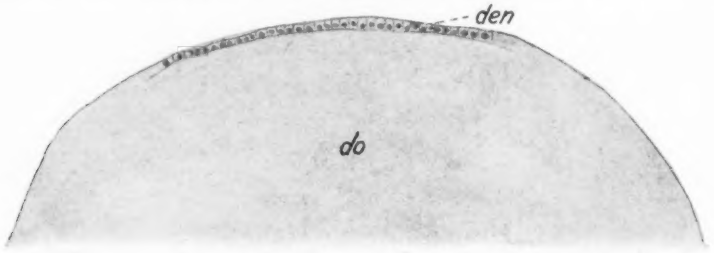


Fig. 2. Vergr. 30 ×.

Tafelfig. I noch dargestellte Region der hintersten Schlundtaschen (*vt*), welche zu dieser Zeit als solide, epitheliale Sprossen des Entoderms mit dem Ektoderm in Berührung stehen, folgt ein Darmabschnitt, der sich bis zu der Führungslinie (*mdf*) erstreckt. Wie ein durch die Führungslinie 1 der Tafelfig. I gelegter Querschnitt (Fig. 2) zeigt, wird hier die Darmanlage von einem einschichtigen, kubischen Epithel gebildet, das dem Dotter unmittelbar aufliegt und lateral ohne scharfe Grenze in diesen übergeht. Ich bemerke hier vorausgreifend, dass der von den Schlundtaschen (*vt*) bis zur Führungslinie (*mdf*) reichende Darm dem späteren Vorderdarm resp. Ösophagus-Magenabschnitt entspricht. An der mit *mdf* bezeichneten Stelle ist eine seichte Grube, an welcher das Darmentoderm ventral vorgebuchtet ist und in dem Dotter eine Einsenkung hervorruft. Es ist die frühe Anlage der von KUPFFER[4] als Mitteldarmfalte bezeichneten Bildung, welche, von ihm in späteren Stadien beschrieben, ventral und oral im Dotter vorwächst und eine scharfe regionäre Abgrenzung zwischen Magen und Mitteldarm bildet. Vor der Mitteldarmfalte erhebt sich auf dem Dotterentoderm eine vorn breite, hinten spitz auslaufende Leiste (Tafelfig. I, *oem*), welche ein mit dem darunter liegenden Dotter kommunizierendes, langgestrecktes Divertikel der dorsalen Darmwand darstellt. Ein Vergleich mit späteren Stadien, namentlich

mit dem folgenden, ergibt, dass aus diesem Divertikel durch Abschnürung im lateralen und kaudalen Teil ein Abschnitt des Vorderdarms hervorgeht, welcher der Ösophagus-Cardiaregion des Vorderdarms entspricht und dessen hinteres Ende, der spätere sogenannte „kaudale Magenpol", mit der kaudalen Spitze (*cmp*) des beschriebenen Divertikels identisch ist. Die Abschnürung erfolgt durch Auswachsen der Mitteldarmfalte in ventro-lateraler Richtung, wodurch der ganze, vor der Pankreasanlage (*pd*) gelegene Teil der Embryonalanlage in einen oral-dorsalen und einen kaudal-ventralen Darmabschnitt gegliedert wird. Hinter der Mitteldarmfalte und mit einem Abschnitt rechts neben der Medianebene erhebt sich ein anderes epitheliales Divertikel (*pd*), das *Pancreas dorsale*. Es besteht zu dieser Zeit, wie ein Querschnitt (Fig. 3),

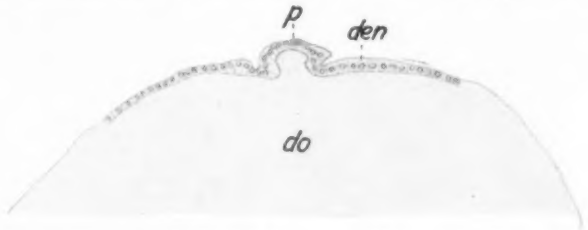


Fig. 3. Vergr. 30 ×.

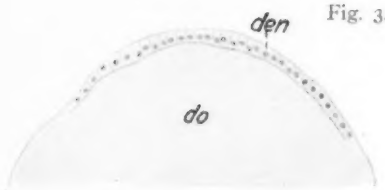


Fig. 4. Vergr. 30 ×.

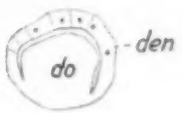


Fig. 5. Vergr. 30 ×.

entsprechend der Führungslinie *pd* (Tafelfig. I) zeigt, aus einer epithelialen Ausbuchtung des Dotterentoderms, welche an den Seiten und an der Basis durch eine tiefer einschneidende Furche kragenförmig eingeschnürt wird und nach rechts etwas stärker ausladet.

Weiter kaudal liegt das Dotterentoderm, wie ein der Führungslinie 3 (Tafelfig. I) entsprechender Querschnitt (Fig. 4, *den*) zeigt, dem von zahlreichen (in der Figur nicht abgebildeten) Vakuolen durchsetzten Dotter (*do*) in Form eines Bogens auf; es wird von kubischen Zellen gebildet, die, reich mit Dotter beladen, schwer abzugrenzen sind. Auch in dieser Schnitthöhe geht das Dotterentoderm, wie in den weiter oral liegenden Querschnitten, an den Rändern unvermittelt in die dichtere kortikale Dotterschicht über. Die Grenze des Dotterentoderms gegen das ventral angrenzende Dottergebiet ist in Tafelfig. I in der ganzen Ausdehnung der Embryonalanlage durch eine Konturlinie (*do*) gekennzeichnet.

In dem folgenden, der Führungslinie 4 der Tafelfig. I entsprechenden Querschnitt (Fig. 5) hat sich die Embryonalanlage im Durchmesser ver-

schmälert. Ein kortikaler Mantel von Dotterentoderm umspannt jetzt zu drei Vierteln im dorsalen und lateralen Gebiet die Darmanlage und geht ventral und seitlich in jene Dottermasse (Fig. 5, *do*) über, welche die Embryonalanlage ventral und zentral bildet. Das Dotterentoderm (Fig. 5, *den*) lässt an den vorliegenden Präparaten keine sichere Abgrenzung in Zellen erkennen; nur an einigen Stellen ist eine solche angedeutet. In seinem dorsalen Bereiche liegen die Dotterschollen dicht aneinander; sie sind kleiner als im zentralen und ventralen Dotterfelde. An einigen Stellen des Dotterentoderms liegen schwach gefärbte, kernartige Gebilde, die im Dotter nicht zu sehen sind. Ventralwärts nimmt das Dotterentoderm allmählich den Charakter der zentralen Dottermasse an, wobei auch der zwischen beiden befindliche Spalt verschwindet. Aber schon der nächste Schnitt (Fig. 6), der Führungslinie 5

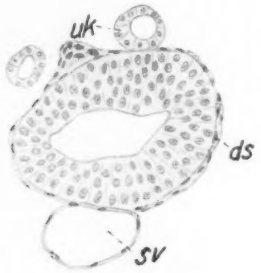


Fig. 6. Vergr. 85 ×.

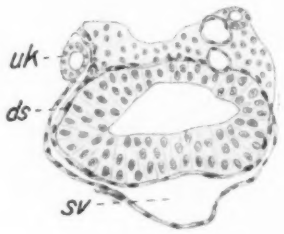


Fig. 7. Vergr. 85 ×.

der Tafelfig. I entsprechend, zeigt eine von Epithelien gebildete Wand des Darmrohres. Die Zellgrenzen sind zwar nicht überall mit Sicherheit zu erkennen, aber zwischen den von zahlreichen Dotterelementen erfüllten Zellen liegen die Kerne in mehreren Reihen übereinander und begrenzen ein auf dem Querschnitt spindelförmiges Lumen, das von feinkörnigem Dotter (in der Figur nicht eingetragen) erfüllt ist. Das Darmrohr ist von der aus platten Zellen bestehenden Darmserosa (*ds*) überzogen, unten liegt ihm die weitklaffende Subintestinalvene (*sv*) an. Auffallend erscheint die in der Fig. 6 in der rechten Dachpartie gelegene Verdickung der Wand, die das Lumen an dieser Stelle verengt, so dass an dem Modelle eine entsprechende Furche zu sehen ist. Annähernd gleiche Verhältnisse zeigt die der Querschnittsebene 6 entsprechende Fig. 7. Das annähernd spindelförmige Darmlumen ist dorsal stark ausgebuchtet und mit seiner Längsachse quer eingestellt. Entsprechend dem dickeren und abgeflachten Darmboden findet sich am Modelle eine ventrale Abflachung, welche in einer von links nach rechts gedrehten Spirale oral in die bei Fig. 6 beschriebene Furche und kaudal ebenfalls als Furche bis an ihr Ende bei der Führungslinie 8 der Tafelfig. I eine im gleichen Sinne gedrehte Spirale von 360° beschreibt. Querschnitte durch den kaudalen Teil der Spirale sind in den Figg. 8 und 9, entsprechend den Führungs-

linien 7 und 8 der Tafelfig. I, abgebildet. Die Schnitte sind, wie alle übrigen, in der Ansicht von vorn gesehen gezeichnet, so dass die linke Seite der Figur der rechten, dem Beschauer zugekehrten Seite des Modelles, die rechte Seite der Figur der linken, dem Beschauer abgekehrten Seite des Modelles entspricht.

In der Schnittebene der Fig. 8 wird die Darmwand von Epithel gebildet, dessen Kerne in mehreren Reihen übereinander liegen. Das Protoplasma der Epithelien ist mit Dotter erfüllt, die Zellgrenzen sind nicht überall mit Sicherheit zu erkennen. Aussen liegt der Darmwand eine dünne Serosa (*ds*) mit platten Kernen an. Das Lumen des Darms ist linsenförmig auf der linken oberen Seite des Schnittes infolge einer Verdickung der Wandung nach innen vorgebuchtet und mit seiner längeren Achse von links unten nach

VOL. 11 1930

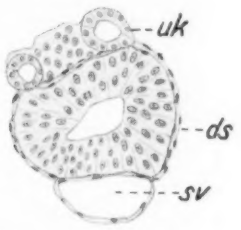


Fig. 8. Vergr. 85 ×.

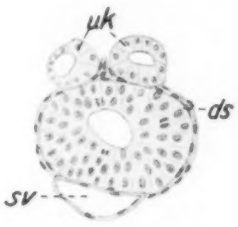


Fig. 9. Vergr. 85 ×.

rechts oben eingestellt. Im Modell Tafelfig. I entspricht der im linken oberen Quadranten gelegenen Ausbuchtung der Wand dieses Schnittes eine Furche, welche, im Modell kaudal verlaufend, von links nach rechts gedreht bis zur Führungslinie 8 eine ganze Tour beschreibt.

Ein in der Höhe der Führungslinie 8 gelegter Querschnitt (Fig. 9) hat ein ovoides Lumen, dessen grösserer Durchmesser von links oben nach rechts unten verläuft. Die im linken unteren Quadranten liegende Abflachung des Lumens ist durch die grössere Dicke der Darmwand bedingt, die das Lumen einengt und in der Modellfigur als eine an der rechten, ventrolateralen Seite befindliche Impression in Erscheinung tritt. Diese Impression setzt sich oral in die oben beschriebene Spiralfurche fort und verliert sich, kaudal flach auslaufend, in der rechten Zirkumferenz des Modelles.

Es findet sich demnach beim Stör 87 Stunden nach der Befruchtung im kaudalen, dem Mitteldarm zugehörigen Darmabschnitt eine in das Lumen vorragende flache, spiralige Falte, welche, von links nach rechts gedreht, anderthalb Touren beschreibt. Sie ist durch eine in das Darmlumen vorspringende Verdickung der Wand bedingt und kommt, soweit die vorliegenden Serien erkennen lassen, an der Aussenfläche der Darmwand nicht zum Ausdruck. Wohl aber findet sich an der Aussenfläche eine langgezogene

Furche, welche ich mit der zuerst von RABL[9] und dann von RÜCKERT[10] beschriebenen Längsfurche identifiziere und die unabhängig von der beim Stör zunächst auf der Innenseite auftretenden Spiralfalte besteht.

Solche Stadien zeigen auch an der Seite des Darmrohres intramyomere Gefässe, welche fast immer paarig angeordnet sind. Es sind das Verbindungsgefässe der Subintestinalvene mit der dorsal vom Darm hinziehenden Kardinalvene. Diese Darmquer- oder Darmringgefässe sind z. B. auch bei Selachiern beschrieben und finden sich beim Stör nicht nur im Gebiete des spiralig gedrehten, sondern auch in einem Teil des oral davon gelegenen Darms. Sie finden in den tiefen Intervertebralvenen ihre dorsale Fortsetzung und ziehen neben der Chorda nach oben bis in die Höhe des Rückenmarkes. Im Anschluss an diese Anordnung der Darmquergefässe sei folgendes hervorgehoben. Es liegt der Gedanke nahe, in den Darmquergefässen ein ursächliches Moment für die Bildung der Spiralfalte in ihren ersten Anfängen zu erblicken, indem die lateral am Darm verlaufenden Gefässe an einzelnen Stellen streckenweise die Epithelwandung eindrücken und so aussen Furchen und an der Innenseite der Wand Erhebungen bedingen könnten. Es ist das eine Deutung, welche, abgesehen von der verschiedenen Verlaufsrichtung der Gefässe und der Darmspirale, ihre Widerlegung auch dadurch findet, dass das erste Auftreten der Darmspirale in Form einer epithelialen Verdickung erfolgt, welche, gegen das Darmlumen vorgebuchtet, an ihrer Aussenseite zunächst keine korrespondierenden Einbuchtungen resp. Furchen aufweist. In bezug auf das Mesoderm ist folgendes zu beobachten. Das Mesoderm liegt in dem die Schnitte 6—9 umfassenden Bezirk dieses Stadiums dem zylindrischen Darmepithel aussen fast überall als ein gleichmässig dünner Saum auf, welcher durch das flache, einschichtige Epithel des Peritoneums gebildet wird. Eine etwas stärkere Mesodermanhäufung ist nur dort zu beobachten, wo sich die beiden Blätter des Mesenteriums an der dorsalen Seite der Darmwand anheften. Besonders stark ist diese Zellenanhäufung in den Schnitten 7 und 8 sowie etwas vor der Schnittebene 7 zwischen der Urniere (*uk*). Nirgends findet sich aber auf einer längeren Strecke im Bereiche der Spiralfalte eine stärkere Anhäufung des Mesoderms, welche den Schluss zuliesse, dass irgendein ursächlicher Zusammenhang zwischen Faltenbildung und Mesoderm existiert.

Eine wesentliche Umbildung hat zu dieser Zeit die Leberanlage erfahren. Sie liegt, wie im vorausgehenden Stadium, im oroventralen Abschnitt der Embryonalanlage in einer Nische dem Dotter als Platte auf, über die sich dorsal der Dotter hakenförmig vorkrümmt und oral die Herzanlage vorlagert. Die auf dem Sagittalschnitt vordem linsenförmige, kompakte Anlage hat sich gelockert, an ihrer oralen, dem Herzen anliegenden Fläche sind Einbuchtungen entstanden, in welche zum Teil das Herz, zum Teil endothelial

ausgekleidete Räume eingebettet sind. Diese Räume und Spalten finden sich auch im Inneren der Anlage, welche, wie auch früher, noch nicht in bestimmt abgrenzbare Zellterritorien zu gliedern ist, sondern in ihrer Masse aus Dotterblättchen und dazwischengelagerten Kernen besteht, zwischen denen die endothelial ausgekleideten Spalträume liegen. Vielfach sind Dotterplättchen und Kerne um Lumina angeordnet, welche namentlich im oberen Abschnitt der Leberanlage deutlich ausgeprägt sind, wo man eine solche auf einem Sagittalschnitt getroffene gangartige Bildung in das Dotterentoderm eindringen sieht, die als primärer Lebergang die Verbindung zwischen Leber und Dotterdarm darstellt.

Das nächste Stadium, welches für die Darmentwicklung von Bedeutung ist, gehört einem 137 Stunden alten Acipenserembryo an, dessen Darmkanal nach einer Querschnittserie modelliert und in der Tafelfig. II abgebildet wurde. Der Darm besteht zu dieser Zeit aus einem oralen, dotterhaltigen grösseren Abschnitt, der von dem kaudalen, schlanken und dotterfreien in der Höhe der Führungslinie 3 an der Ventralseite scharf abgesetzt ist. Diese Gliederung ist auch am Oberflächenbilde von Embryonen solcher Stadien zu erkennen, wie ein solches KUPFFER[5] in Tafelfig. V abgebildet hat.

VOL. 11 1930

Neben dieser Gliederung besteht noch eine zweite, welche durch die Mitteldarmfalte bedingt ist. Es hat sich nämlich im oralen, dotterhaltigen Abschnitt dieses Stadiums die schon früher erwähnte Mitteldarmfalte (*mdf*) weiter ventral und oral vorgeschoben, so dass der Dotter von oben bis gegen die Mitte in zwei Teile zerlegt ist, welche durch eine Dotterbrücke ventral verbunden sind. In der Modellabbildung Tafelfig. II schneidet die Mitteldarmfalte unmittelbar vor dem in seinem kaudalen Teil hackenförmig nach links gebogenen Pankreas (*pd*) in die Tiefe, wodurch der orale, dotterhaltige Darm in einen vorderen, kleineren (in der Modellfigur nicht in seiner ganzen Ausdehnung dargestellten) Teil (*d*), der vor und über der Mitteldarmfalte gelegen ist, und in einen grösseren Teil (*dc*) zerfällt, der hinter und unter der Mitteldarmfalte liegt. Ich bezeichne in der Folge, der Kürze halber, den ersten Abschnitt als dorsalen, den zweiten als ventralen Darm, ohne damit für das spätere Verhalten der beiden Teile zueinander etwas zu präjudizieren.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass dorsaler und ventraler Darm dotterreiche Abschnitte der oben als oraler Darm bezeichneten gemeinsamen Anlage sind, aus der sich in der Folge Teile des Vorder- und Mitteldarms entwickeln. Im allgemeinen gliedert sich sowohl der dorsale als auch der ventrale Darm in eine kompakte kortikale und eine zentrale aufgelockerte Dotterzone; in beiden, namentlich aber in der letzteren finden sich zahlreiche kleine Vakuolen, die namentlich im ventralen Darm mit grösseren Vakuolen untermischt sind, von denen eine durch ihre besondere Grösse auffällt. Aus diesem Verhalten der Vakuolen ist der Schluss zu ziehen, dass die Resorp-

tionsvorgänge im ventralen Darm viel intensiver vor sich gehen als im dorsalen, eine Tatsache, welche auch zu dieser Zeit durch das in kaudal-oraler Richtung sich ausbildende dotterfreie resp. dotterarme Darmlumen zum Ausdruck kommt.

Ich wende mich zur speziellen Beschreibung der beiden Komponenten des oralen Darms und beginne mit dem als dorsaler Darm bezeichneten Teil desselben (Tafelfig. II, *d*). Dieser liegt zum Teil vor (in der Tafelfig. II nicht abgebildet), zum Teil auf der oralen Masse des Dotters, über den er kapuzenförmig bis an dessen hinteres Drittel, resp. Mitteldarmfurche (Tafelfig. II, *mdf*), reicht. Der erstere Abschnitt umfasst die Mundbucht und den vorderen Teil der Kiemenregion; der zweite, dem Dotter oral aufliegende beginnt mit der hinteren Kiemenregion und ist in der Modellfig. II zwischen den Marken *x* und *mdf* wiedergegeben. Hinter der Marke *x* verjüngt sich

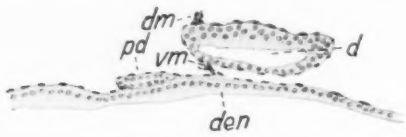


Fig. 10. Vergr. 75 ×.

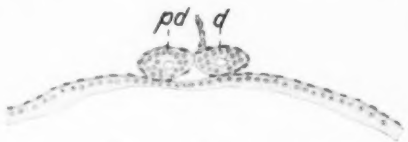


Fig. 11. Vergr. 75 ×.

der dorsale Darm zu einem langgestreckten, fingerförmigen Fortsatz, welcher frei über den Dotter bis an das hintere Drittel der Dotteranlage reicht (Tafelfig. II, *d*); er hängt dorsal mit der Leibeshöhlenwand durch ein dorsales Mesenterium (Querschnitt Fig. 10, *dm*) und ventral durch ein ventrales Mesenterium (Querschnitt Fig. 10, *vm*) mit dem Dotterentoderm (Fig. 10, *den*), des ventralen Darms zusammen. Er umfasst im oralen Teil den — noch streckenweise — geschlossenen Ösophagus (Tafelfig. II, *d*) und endigt kaudal in jenem Abschnitt (Tafelfig. II, *cmp*), den ich in der Folge als kaudalen Magenpol bezeichne. Die Abgliederung dieses von der Kiemenregion bis an den hinteren Magenpol reichenden Darms ist durch das Vorwachsen der sog. Mitteldarmfalte erfolgt, welche kaudal den Darm vollkommen, an den Seiten, in kaudal-oraler Richtung abnehmend, von dem darunter liegenden ventralen Darm abgesondert hat. Etwas vor der Marke *x* kommunizieren dorsaler und ventraler Darm direkt miteinander.

Der als ventraler Teil des oralen Darms bezeichnete Abschnitt erstreckt sich auf Tafelfig. II von der Marke *x* bis zur Führungslinie 3, in kaudaler Richtung im Durchmesser abnehmend; er wird in seiner Hauptmasse von Dotter gebildet, der oral und kaudal ein kurzes Stück vollkommen, in der dazwischenliegenden Zone nur bis zur Konturlinie (Tafelfig. II, *de*) vom Dotterentoderm überwachsen ist. In diesem Dotterentodermfelde erhebt sich rechts von dem dorsalen Darm (Tafelfig. II, *d*) und damit rechts von der Mitteldarmfalte (Tafelfig. II, *mdf*) ein langgestreckter Wulst (Tafelfig. II,

pd), der über das kaudale Ende des dorsalen Darms hinaus hinter der Mitteldarmfalte hackenförmig nach links zieht und der dorsalen Pankreasanlage angehört. Einen ergänzenden Einblick in das Verhalten des dorsalen und des ventralen Darms, der Mitteldarmfalte und des dorsalen Pankreas geben die den Führungslinien 1 und 2 der Modellfig. II entsprechend gelegten Querschnitte (Figg. 10 und 11). Der Schnitt 10 trifft die Pankreasanlage (*pd*) in ihrem oralen Abschnitt als abgeflachten, epithelialen Schlauch, der dicht dem aus niederen, kubischen Zellen gebildeten Dotterentoderm aufliegt, von ihm aber vollkommen abgegliedert ist. Ähnlich verhält sich die dorsale Pankreasanlage (*pd*) in der Schnitthöhe 2, ist aber mehr abgerundet. Der dorsale Darm liegt im Modell links vom dorsalen Pankreas und erscheint in Fig. 10 breit und flach mit ebensolchem Lumen, das kaudalwärts einen rundlichen Querschnitt (Fig. 11, *d*) annimmt. Die Pankreasanlage ist im oralen Drittel eine einfache, schlauchförmige Bildung, die sich kaudal in mehrere (3—4) Schläuche teilt, die, wie die ganze Pankreasanlage, eine aus Zylinderzellen gebildete Wandung haben.

Fig. 12. Vergr. 75 ×.

Der Entwicklungsgrad und die Lagebeziehungen der Leber sind im wesentlichen mit dem Zustande identisch, wie sie KUPFFER[4] in der Abbildung von einer 2 Tage alten Störlarve (KUPFFER[4], Fig. I) zeichnet, die ich meiner Beschreibung zugrunde lege. Der kaudale Abschnitt (ventraler Darm, *mihi*) des ursprünglich einheitlichen Dotterdarms ist auf dem in Fig. I von KUPFFER[4] wiedergegebenen Medianschnitt durch die seichte, von der Dorsalseite einschneidende Mitteldarmfalte von dem dotterreichen vorderen Darm (dorsaler Darm, *mihi*) abgegliedert, so dass der grössere Teil der Dottermasse noch eine einheitliche Anlage darstellt. Auf der Ventralseite geht ungefähr von der Mitte des Dotterdarms ein epithelialer Gang (KUPFFER[4], Fig. I, *lg*), der Lebergang, ab, der sich oral in mehrere epitheliale Schläuche, die Leberschläuche, teilt, zwischen welchen Gefässe verlaufen. Im Vergleich mit dem vorausgehenden Stadium ist jetzt, abgesehen von der histologischen Ausbildung, eine kaudale Verlagerung der ganzen Leberanlage mitsamt dem primären Lebergang erfolgt. Der Lebergang ist nunmehr von der Leberanlage deutlich abgegliedert und mündet etwas vor der Ebene der Mitteldarmfalte in den Dotterdarm ein. Auf diese Verlagerung der Leber und Angaben über die Genese derselben von BALFOUR[3] und NICOLAS[6] habe ich bereits oben (S. 44 ff.) hingewiesen.

Der in der Ebene der Führungslinie 3 (Modellabbildung Tafelfig. II) gelegte Querschnitt (Fig. 12) trifft den kaudalen Pol des Dotters, welcher dorsal und lateral vom Dotterentoderm (*den*) umwachsen ist. Auf der

VOL. 11 1930

Modellabbildung sieht man das Dotterentoderm kappenförmig dem kaudalen Dotterpol aufliegen, woran sich der spiralig gedrehte Darm mit seinem überall epithelial begrenzten, zum Teil noch mit aufgelockerter Dottermasse erfüllten Lumen anschliesst.

Dieser Abschnitt des Darms zeigt an dem das Darmlumen wiedergebenden Modelle (Tafelfig. II) eine Spirale eingedrückt, welche 5¼ von links nach rechts gedrehte Touren beschreibt. Von diesen Touren sind die vorderen zwei Drittel tief eingeschnitten, während die kaudalen abgeflacht auslaufen. Hierbei fällt es auf, dass die orale, vom Beschauer abgekehrte (in der Modell-

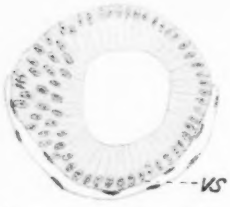


Fig. 13. Vergr. 190 ×.

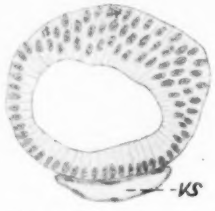


Fig. 14. Vergr. 190 ×.

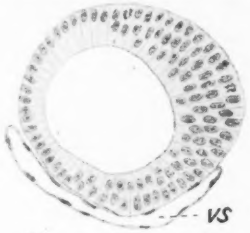


Fig. 15. Vergr. 190 ×.

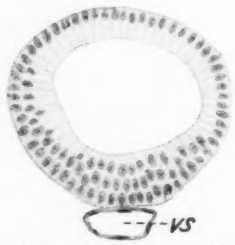


Fig. 16. Vergr. 190 ×.

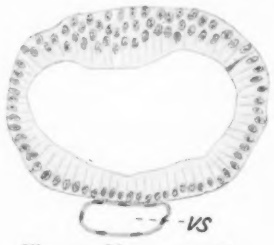


Fig. 17. Vergr. 190 ×.

abbildung punktierte) Tour lang ausgezogen ist, während die daran anschliessenden kaudalen Windungen eng gedreht sind.

Die Querschnitte 13—25, in kaudal-oraler Richtung den Führungslinien 16—4 der Modellabbildung Tafelfig. II entsprechend, zeigen das Nähere. Während im kaudalen Teil des Darms (vgl. Fig. 13) das Lumen rundlich ist, erscheint dasselbe auf dem nächsten (Fig. 14) entsprechend der Führungslinie 15 weiter oral gelegenen Querschnitt ovoid und von links oben nach rechts unten eingestellt. Noch weiter nach vorn (Fig. 15, Führungslinie 14) ist das Lumen ebenfalls noch ovoid und die Querachse noch schräger von links oben nach rechts unten orientiert. Auf dem nächsten, in Fig. 16 abgebildeten Querschnitt (Führungslinie 13) steht die Längsachse des Lumens quer und an der linken Seite ist eine leichte Einwölbung desselben zu erkennen. In allen diesen Schnitten liegt die Subintestinalvene (*vs*) der ventralen Darmwand an und schickt in den Schnittebenen Figg. 13 und 15 an den Seiten des Darms Äste nach oben, welche den bereits oben (S. 50) erwähnten Quergefässen entsprechen.

Der der Querschnittsebene 12 der Tafelfig. II entsprechende Schnitt (Fig. 17) trifft den Darmkanal dort, wo in dessen dorsalen Umfang eine seichte Furche in das Lumen einschneidet. Dementsprechend zeigt die Wandung auf dem Querschnitt (Fig. 17) eine Verdickung der Epithelschicht mit entsprechender Kernvermehrung und eine leichte Vorwölbung in das Lumen. Das gleiche Bild bietet der weiter nach vorn gelegene, in Fig. 18 wiedergegebene und der Führungslinie 11 des Modelles entsprechende Schnitt. Er ist in dorsoventraler Richtung abgeplattet und zeigt die verdickte Partie der

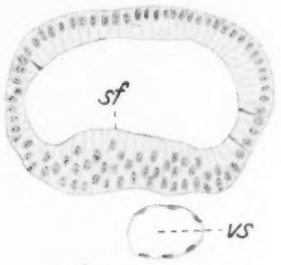


Fig. 18. Vergr. 190 ×.

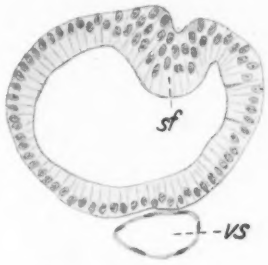


Fig. 19. Vergr. 190 ×.

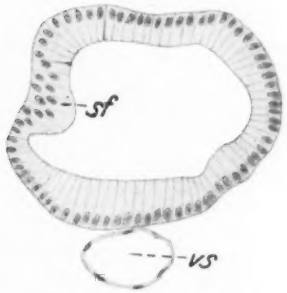


Fig. 20. Vergr. 190 ×.

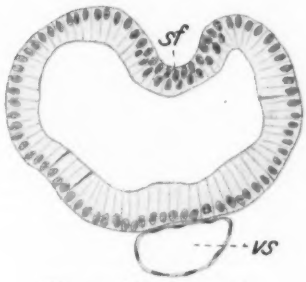


Fig. 21. Vergr. 190 ×.

Wand und die Eindellung des Lumens auf der Ventralseite, d. h. also um 180° gegen den nachfolgenden kaudalen Schnitt verlagert. Dementsprechend ist auf dem Modelle eine Furche auf der Ventralseite zu erkennen, welche sich direkt in die bei Schnitt 17 beschriebene dorsale Furche fortsetzt.

Wenige Schnitte weiter vorn (Fig. 19) liegt die Wandverdickung rechts und dorsal in der Darmwand. Sie erzeugt entsprechend der starken Einengung des Darmlumens eine deutliche Furche an der Oberfläche des Modelles in der Höhe der Führungslinie 10, welche im Laufe der Entwicklung in orokaudaler Richtung fortschreitend das verdickte Darmepithel einbuchtet, so dass dieses als Vorläufer der später in dieser Region auftretenden Darmfalte zu betrachten ist.

Im Spiegelbild Fig. 20, der Führungslinie 9 der Modellabbildung entsprechend, findet sich die Epithelverdickung in der linken Zirkumferenz des

Darms; sie hat demnach von links nach rechts verlaufend eine Dreiviertel-drehung gegen den vorausgehenden Schnitt ausgeführt und kommt als tiefe Spiralfurche auf dem Modell zum Ausdruck. Nach einer weiteren Viertel-drehung (Fig. 21, der Führungslinie 8 der gleichen Modellabbildung) schneidet die Spiralfurche wieder in die dorsale Wand des Darms in Form einer breiten und tiefen Falte ein und ruft dementsprechend im Modell eine tiefe Furche hervor. Hier ist die weiter kaudal immer im Bereiche der Furche gelegene Epithelverdickung verschwunden; auf deren frühere Existenz weisen aber noch die in mehrere Reihen angeordneten Kerne hin.

In der Querschnittsebene 7 ist die Spiralfurche fast um 180° weiter ventralwärts gewandert; in ihrem Bereiche findet sich wieder eine mässige Verdickung der Darmwand mit Kernvermehrung und das Subintestinal-gefäss eingelagert (Fig. 22).

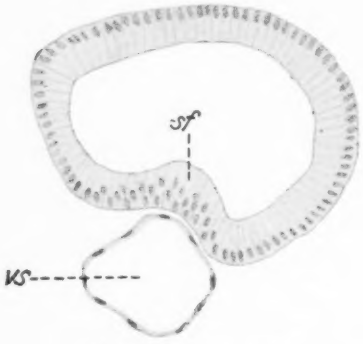


Fig. 22. Vergr. 190 ×.

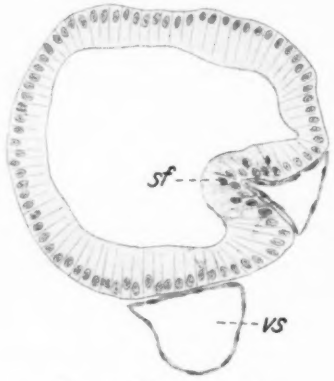


Fig. 23. Vergr. 190 ×.

Die der Querschnittsebene 6 entsprechende Fig. 23 zeigt die Darmfalte um weitere 90° nach rechts verlagert, so dass die Spirale um eine weitere Vierteldrehung lateral rechts gewandert ist. Von hier erstreckt sie sich in einer langgestreckten halben Tour von links nach rechts gedreht oralwärts, wobei sie immer seichter wird und etwas oral von der Führungslinie 3 vollkommen verstreicht. In der Schnittebene 5, welcher die Fig. 24 entspricht, ist sie rechts oben an der mit *sf* bezeichneten Stelle als Einbuchtung und Verdickung des Darmepithels zu erkennen. In diese und in eine darunter befindliche Einbuchtung ist ein Gefäss (*dg*) eingelagert, welches, wie anschliessende Querschnitte zeigen, eine Verbindung des Subintestinalgefässes mit der *Vena cardinalis posterior*, ein sog. Darmquer- oder Ringgefäss, darstellt, das sich weiter oral auch auf der anderen Seite findet. Eine kurze Strecke vor diesem Schnitte ist die Spiralfalte noch zu erkennen und ein Querschnitt ergibt hier ein Bild, wie es in Fig. 25 entsprechend der Führungslinie 3 der Tafelfig. II abgebildet ist. Auch hier buchtet sich die Darmwand im rechten oberen Quadranten in das Darmlumen vor und ruft so an

der den Ausguss des Darmlumens wiedergebenden Tafelfig. II eine Impression hervor. Das Darmepithel ist hier und auch an dem vorausgehenden Schnitt (Fig. 24) an der Stelle der Einbuchtung höher und die Kernzahl vermehrt: ein Zeichen verstärkten Wachstums dieses Teiles der Darmwand. Auch an dieser Stelle ist, zum Teil in die Einbuchtung eingelagert, ein Darmquergefäss angeschnitten.

Es erstreckt sich also in diesem Stadium eine typisch ausgebildete Spiralfalte durch einen grossen Teil jenes Darmabschnittes, welcher kaudal von dem als ventraler Darm bis zu dem durch die Führungslinie 3 der Tafelfig. II bezeichneten Abschnitt gelegen ist, der ebenfalls dem Mitteldarm angehört.

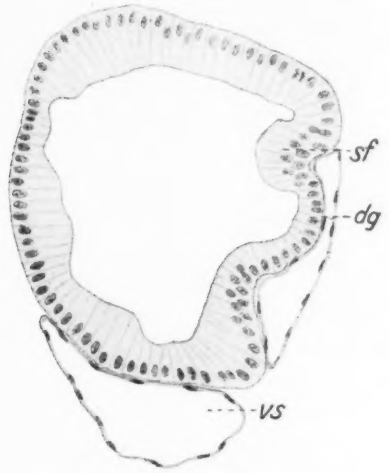


Fig. 24. Vergr. 190 ×.

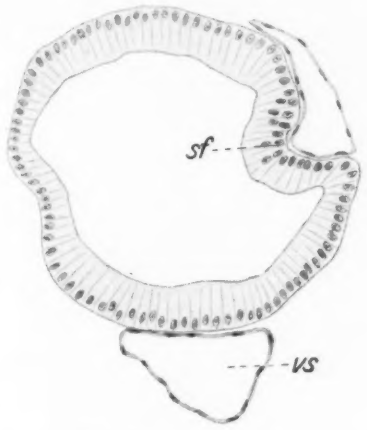


Fig. 25. Vergr. 190 ×.

Die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm liegt an jener Stelle, wo der Lebergang und die Leber ihren Ursprung nehmen. In klarer Weise kommt diese Grenze auf dem Medianschnitt durch die Darmanlage einer 2 Tage alten Störlarve zum Ausdruck, welche KUPFFER[4] in Fig. 1 abgebildet hat und auf die ich oben verwiesen habe. Die Mitteldarmfalte schiebt sich hier noch nicht so weit ventral vor, dass der hintere Abschnitt des ursprünglichen Dotterdarms durch ventrales Auswachsen der Mitteldarmfalte gegen die Leberanlage hin präzis abgegliedert wäre. Nach analogen Verhältnissen, wie sie sich bei anderen mit einem Spiraldarm ausgestatteten Tieren finden, ist der ganze, von dem Lebergange resp. der Leberanlage bis an das Ende der Spiralklappe reichende Darmabschnitt als Mitteldarm zu bezeichnen; er geht kaudal ohne scharfe Grenze in den Enddarm über. Demnach ist er beträchtlich länger als KUPFFER[4] ihn definiert, der als Mitteldarm nur jenen Teil bezeichnet, welcher von der Leber-Pankreasanlage bis zum Beginn der Spiralklappe reicht. Nach allem aber, was die Morphogenese des Spiraldarms bisher

ergeben hat, ist der Spiraldarm dem Mitteldarm zuzuzählen, der bei allen Fischen in einen relativ kurzen Enddarm übergeht.

Das nächste Stadium, das ich der Beschreibung zugrunde lege, stammt von einem 180 Stunden (7 Tage 12 Stunden) alten Störembryo. Der Ausguss des Darmkanals ist nach einem Wachsplattenmodell in Tafelfig. III abgebildet.

Die in der Abbildung gegebene Seitenansicht zeigt im Vergleich mit dem vorausgehend beschriebenen Stadium wesentliche Veränderungen im Bau des Darmkanals.

Zunächst hat sich in dem als oraler, dotterhaltiger Darm bezeichneten Abschnitt, der in diesem Stadium etwas hinter der Führungslinie 2 der Modellabbildung III (Taf. I) endet, eine Gliederung in einen dicken, dorsalen (*dd*) und einen schmalen, ventralen (*dv*) Teil ausgebildet. Dorsaler und ventraler Teil sind bis zu der mit *dv* bezeichneten Stelle durch eine von der Führungslinie *pd* aus einschneidende Furche (*mdf*), welche der oben (S. 42 u. a. O.) beschriebenen Mitteldarmfalte entspricht, voneinander vollkommen abgegliedert. Etwas vor der Führungslinie *pa* mündet das Pankreas (*p*) von rechts oben in den Darm. Die Strecke zwischen den Marken *pa* und *dv* steht in Verbindung und offener Kommunikation mit dem darüber liegenden dorsalen Darm (*dd*). Oral von dieser Verbindungsbrücke, also vor der Marke *dv*, ist die Leberanlage (*l*) nach vorn ausgewachsen und in ihrer ganzen Ausdehnung von dem dorsalen Darm (*dd*) durch Peritoneum abgetrennt. Durch die Einmündung des Leber- und Pankreasganges ist die Gliederung in oralen oder Vorderdarm, welcher dem dorsalen Darm entspricht und dorsal sowie grösstenteils oral von dem Verbindungsstück *pa—dv* liegt, und den Mitteldarm, kaudal von diesem Verbindungsstück, festgelegt.

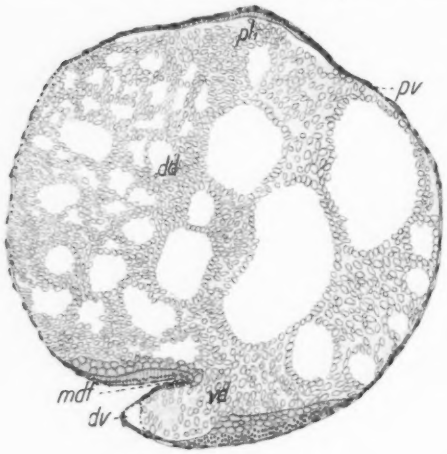


Fig. 26. Vergr. 20 ×.

Der dorsale oder Vorderdarm setzt sich nach vorn in den Kiemendarm fort, von dem die hinterste Schlundtasche (*st*) in dem Modell noch angegeben ist; kaudal endigt er, sich allmählich verjüngend, in einem abgestumpften Pol (etwas hinter der Führungslinie 2 der Tafelfig. III). Der Vorderdarm ist bis zum Kiemendarm noch vollkommen von fein- und grobscholligem Dotter erfüllt, welcher von kleineren und namentlich im vorderen Bereich auch von grösseren Vakuolen durchsetzt wird. Das zeigt ein Querschnitt

(Fig. 26), der, entsprechend der Führungslinie 1 der Tafelfig. III, durch die Darmanlage gelegt ist. Diese Dottermasse ist von zum Teil hohem Epithel und diesem aussen anliegend vom viszeralen Peritoneum (*pv*) umschlossen. Dieses wird im dorsalen Gebiet von hohen, annähernd kubischen Zellen gebildet, die, von beiden Seiten zusammentretend, die beiden Blätter des dorsalen Mesenteriums (Fig. 27, *dm*) bilden und lateral in das typische, abgeflachte Peritonealepithel übergehen.

Weiter fortgeschritten ist in der Entwicklung der ventrale Darmabschnitt (Figg. 26 und 27, *vd*). Sein Lumen ist nur noch im vorderen Teil von feinkörnigem Dotter eingenommen, der kaudale Teil ist frei davon. Die aussen vom Peritoneum (*pv*) überzogene Wand wird zum Teil von hohen, zylindrischen, zum Teil von niedrigen, kubischen Zellen gebildet. In das Protoplasma dieser Zellen (Fig. 27, *vac*) sind zahlreiche Dotterplättchen und Vakuolen eingelagert. Die Wand des Darmrohres ist hier vornehmlich auf der ventralen und lateralen Seite in zahlreichen Falten gegen das Lumen vorgetrieben (Tafelfig. III zwischen *p* und bis etwas hinter die Führungslinie 4 auf der Unterseite und die Querschnitte Figg. 27, 28 und 29). Von der Führungslinie 4 ab, etwas kaudal davon, verschwinden die ventralen und lateralen Falten und es bleibt nur noch eine (Figg. 30—36, *sf*) erhalten, welche im folgenden als Spiralfalte beschrieben wird.

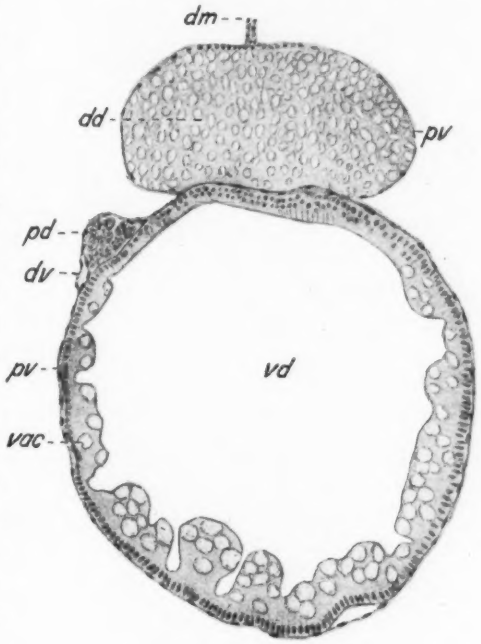


Fig. 27. Vergr. 45 ×.

Wie oben (S. 57) ausgeführt wurde, gehört dem Mitteldarm der ganze, ventral und kaudal von dem dorsalen Darm gelegene Teil an, der, oral bei der Marke ** beginnend, bis an das Ende der Spiralfurche bei der Führungslinie 11 reicht. Die Strecke von obiger Marke bis zur Führungslinie *dv* wird von der Leberanlage eingenommen, welche als oraler Auswuchs von dem darüber liegenden dorsalen Darm durch eine seitliche, seichte Furche getrennt wird. Die Strecke von der Führungslinie *dv* bis nahe zur Marke *pa* gehört dem Verbindungsstück zwischen dorsalem und ventralem Darm an; kaudal davon folgt ein noch unter dem dorsalen Darm gelegener Teil des Mittel-

VOL. 11 1930

darms mit der dorsalen Pankreasanlage (*pd*), der hinter dem kaudalen Pol des dorsalen Darms ventral stark ausgebuchtet in den spiralig gedrehten Darm übergeht.

An der freien, rechten Kante des ventralen Darms verläuft ein epithelialer Gang (Tafelfig. III, *p*), welcher sich kaudal in mehrere Gänge verzweigt (Fig. 27, *pd*). Es ist der hakenförmig von dem dorsalen Gebiet der Pankreasanlage nach der rechten Seite und unten ziehende Pankreasgang resp. das ventrale Pankreas (*p*), welcher vor *pa* (Tafelfig. III) in den oralen Teil des Mitteldarms mündet. Den oralen Abschluss des ventralen Darms bildet die Leberanlage (Tafelfig. III, *l*). Sie ist zu dieser Zeit bis auf den die Leber mit dem Darm verbindenden Lebergang resp. seine Einmündungsstelle vom Darm abgegliedert und setzt sich aus zahlreichen schlauchförmigen Gängen zusammen, welche durch weite Kapillaren voneinander getrennt sind. Der Lebergang mündet in den als ventrale Darmanlage bezeichneten Darmabschnitt an der mit *dv* (Tafelfig. III) bezeichneten Stelle. Lateral vom Lebergang und weiter kaudal, entlang der freien Kante der ventralen Darmanlage zieht die Darmvene (Fig. 26, *dv*); im Bereiche des Pankreas verläuft sie ventral von diesem in dem Winkel zwischen Pankreas und Darmwand (Fig. 27, *dv*). Das Lebergewebe ist eine Strecke weit von Pankreasgewebe begleitet, welches nach den Untersuchungen von KUPFFER[4] der ventralen Pankreasanlage angehört und im Laufe der Entwicklung mit dem dorsalen Pankreas zu einer einheitlichen Anlage verschmilzt. In dem Stadium III ist die Einmündung des Pankreasganges von jener des Leberganges in sagittaler Richtung 0,8 mm entfernt, eine Strecke, die sich im Laufe der Entwicklung reduziert. Aber auch in der Frontale fallen die Mündungen von Pankreas- und Lebergang nicht in eine Ebene: die Mündung des Pankreas liegt im rechten oberen Quadranten, die der Leber rechts im ventralen Bereich der Darmanlage, so dass die eine von der anderen in der Frontalebene um etwas mehr als 90° entfernt ist.

Durch die Einmündung des Leberganges, den in seinem kaudalen Teil die ventrale Pankreasanlage begleitet, sind die Stellen markiert, wo primär Leber und ventrales Pankreas ihren Ursprung genommen haben. Damit ist die Grenze zwischen Magen und Dünndarm resp. Vorder- und Mitteldarm festgelegt. Der Mitteldarm reicht demnach von der Einmündung des Leberganges (in der Tafelfig. III bei *dhd*) bis an das Ende des die spiralige Impression zeigenden Darmabschnittes: Er liegt zu dieser Zeit mit seinem kleineren Teil unter dem noch dotterhaltigen dorsalen Darm, mit seinem grösseren kaudal von diesem und zerfällt in ein orales, spiralfaltenfreies und in ein kaudales, eine spiralige Impression zeigendes Segment. Der orale Teil ist ventral stark ausgebuchtet und zeigt, wie oben (S. 59) beschrieben, zahlreiche, im vorderen Abschnitt longitudinal, im hinteren mehr schräg, von links oral nach rechts kaudal verlaufende Falten, die, im ventralen Bereiche

stärker entwickelt, an den Seiten nach oben zu allmählich abnehmen und am Dache vollkommen fehlen. Ich bezeichne diesen oralen Teil des Mitteldarms als „Faltendarm" im Gegensatz zu dem kaudal anschliessenden Abschnitt, dem „Spiraldarm", der in dem das Negativ des Darmlumens wiedergebenden Modelle als Impression erscheint. Sie beginnt auf der dem Beschauer abgewendeten Seite des Modelles, etwas vor der Führungslinie 4 und endet, 6¼ von links nach rechts verlaufende Touren beschreibend, kurz vor dem kaudalen Darmende, dessen glatte Wandung in dorsoventraler Richtung etwas komprimiert ist. Die Spiralfalte läuft, wie in den vorausgehenden Stadien I und II, oral und kaudal flach aus, wobei wie dort die oralen Touren länger, die kaudalen kürzer ausgezogen sind. Ersteres gilt im besonderen für die vorderste Tour, welche sich bis in das Gebiet des Faltendarms hinein erstreckt und hier parallel mit den schräg verlaufenden hinteren Falten des Faltendarms zieht.

Fig. 28. Vergr. 45 ×.

In den Figg. 28 bis 36 gebe ich Querschnittsbilder, welche den Bau des kaudalen Teiles des Faltendarms und des Spiraldarms in verschiedenen Schnittebenen dieses Stadiums zeigen.

Fig. 28, der Führungslinie 3 der Tafelfig. III entsprechend, fällt in die Region der stärksten ventralen Ausbuchtung des Faltendarms und zeigt in charakteristischer Weise die starke ventrale Faltenbildung der Darmwand, welche, je weiter dorsal um so mehr abnimmt.

In die hohle Basis der Falten sind Blutgefässe eingelagert (sie sind in den Figg. 28 und 29 nicht eingezeichnet), welche den ganzen Raum zwischen Darmserosa und Darmwand ausfüllen. Sie sind im Bereiche des dotterhaltigen Darms zahlreich und weit; mit fortschreitender Resorption des Dotters nehmen sie in kaudaloraler Richtung an Zahl und Grösse ab. Die Darmmukosa wird von hohen Zylinderzellen mit basal liegenden Kernen gebildet, deren Protoplasma namentlich an der dem Darmlumen zugekehrten Seite von zahlreichen Dotterplättchen und mit von solchen erfüllten Vakuolen durchsetzt ist.

Es unterliegt nach allem, was diese Bilder zeigen, keinem Zweifel, dass zwischen dem im Bereich des Faltendarms lokalisierten Dotter und den oberflächlichen Dottergefässen innige Beziehungen bestehen. Abgesehen davon, dass gerade im ventralen Abschnitte des Dotters die Gefässe zuerst zur Entwicklung kommen und in der Folge am zahlreichsten vorhanden

sind, wird durch die Faltenbildung in dieser Zone die günstigste Bedingung für die Resorption und den Abtransport des Dotters in die Gefässe gegeben sein. Die verschiedenen Etappen der Verarbeitung des Dotters bei Acipenser sind nicht nur während der ganzen Entwicklung zu verfolgen, wie bereits PETER[11] gezeigt hat, sondern die sich hierbei abspielenden Vorgänge sind auch regionär an ein und demselben Embryo nicht gleich weit fortgeschritten, so dass in dorsoventraler und kaudaloraler Richtung Differenzen bestehen. Bei den von mir beschriebenen jüngsten Stadien ist die von PETER[11] beschriebene erste Form, der Dottertransport durch Weitergabe von Zelle zu Zelle, bereits mit der zweiten Form, der Zuleitung durch Gefässe, kombiniert. Diese sind an der Oberfläche des Dotters in diesen Stadien schon zahlreich vor-

Fig. 29. Vergr. 45 ×.

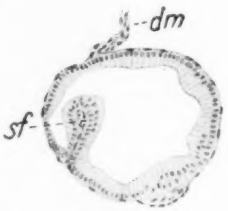


Fig. 30.
Vergr. 45 ×.

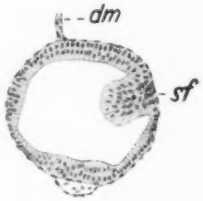


Fig. 31.
Vergr. 45 ×.

handen und senken sich in tiefe Furchen des Dotters ein. Damit geht eine auffallende Verfeinerung der Dotterelemente an der Peripherie einher, die als kortikaler Mantel das grobkörnige zentrale Dottermassiv umgeben. Diese kortikale Dotterzone erscheint blasser, dichter und homogener; sie wird von zahlreicheren Merocytenkernen durchsetzt als der zentrale Teil, wo grosse, dunkelpigmentierte Dotterschollen in dichtgedrängten Strängen zahlreiche, verschieden grosse Vakuolen umschliessen. Es kann als sicher gelten, dass die kortikale Dotterzone den sowohl für die vaskuläre als auch intestinale Resorption günstigsten Zustand darstellt und andererseits durch Gefässe und Darmepithel beeinflusst wird. Letzteres tritt namentlich im Enddarm in Erscheinung, wo im engen Lumen der intensivste Kontakt zwischen einer relativ geringen Masse von Dotter und einer grossen Oberfläche hochorganisierter Darmepithelien besteht und die Dotterresorption am frühesten zum Abschluss kommt.

Die nun folgende Fig. 29 ist 20 Schnitte (von je 15 μ Dicke) weiter kaudal entsprechend der Führungslinie 4 der Tafelfig. III entnommen; sie zeigt im wesentlichen dieselbe Anordnung der Schleimhautfalten wie die vorausgehende Abbildung, nur sind die Falten niedriger und die Darmepithelien enthalten nur noch im ventralen und spärlicher im lateralen Abschnitt des Darms feinere Dotterpartikel und kleinere Vakuolen. In dieser Schnitthöhe

ist bereits die Spiralfalte (Fig. 29, *sf*) in ihrem oralen Teil getroffen; sie springt im rechten oberen Quadranten als breite Kuppe in das Darmlumen vor.

Auf dem nächsten, der Führungslinie 5 der Tafelfig. III entsprechenden Schnitt (Fig. 30) finden sich ventral und rechts lateral einige niedrige, gegen das Darmlumen vorspringende Erhebungen der Schleimhaut, welche als letzte Ausläufer der longitudinalen Falten noch in diese Schnittebene fallen. Zu einer starken Erhebung hat sich hier die Spiralfalte (*sf*) entwickelt. Sie erhebt sich links nahe der Grenze des unteren und oberen Quadranten als eine auf dem Querschnitt keulenförmige Bildung; unter dem hohen zylindrischen Epithel liegt eine aus spärlichem Bindegewebe gebildete Submukosa. Im Vergleich mit dem vorausgehenden Schnitt (Fig. 29) hat

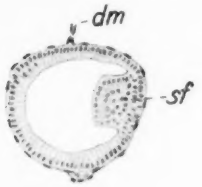


Fig. 32.
Vergr. 45 ×.

Fig. 33.
Vergr. 45 ×.

Fig. 34.
Vergr. 45 ×.

demnach die Falte bis zur Führungslinie 5 eine Dreivierteldrehung gemacht und bedeutend an Stärke zugenommen.

Auf dem nächsten, durch die Führungslinie 6 gelegten und in Fig. 31 wiedergegebenen Schnitt, welcher 8 Schnitte (von je 15 μ Dicke) weiter kaudal liegt, erhebt sich die Spiralfalte (*sf*) als breite Kuppe im rechten oberen Quadranten, so dass sie von der Schnittebene der Fig. 30 ab eine weitere Drehung von fast 270° ausgeführt hat. In den folgenden Querschnittsbildern (Figg. 32 und 33), den Führungslinien 7 und 8 der Modellabbildung entsprechend, zeigen die Querschnitte der Spiralfalte sehr verschiedene Formen. In Fig. 32 bildet die Falte eine breite Kuppe an der Grenze des rechten oberen und unteren Quadranten, während sie auf dem Querschnitt Fig. 33 vom linken oberen gegen den rechten oberen Quadranten zungenförmig vorspringt. Es hat auf diesem Querschnitt ganz den Anschein, als ob sich die obere Schicht des Epithels der Darmmukosa über die untere Schicht hinüberschöbe, ein Vorgang, wofür, abgesehen von dem zwischen Grundschicht und oberer Epithellage von rechts nach links einschneidenden Spalt, auch eine auffallende Vermehrung der Kernteilungsfiguren spricht.

Der durch die Führungslinie 9 der Tafelfig. III gelegte Querschnitt Fig. 34 zeigt die Spiralfalte in derselben Weise wie Fig. 33; sie liegt im Bereiche des rechten oberen und unteren Quadranten, von oben nach unten an Höhe zunehmend. Entsprechend dieser Anordnung nimmt die Zahl der Kerne von

oben nach unten in der Mukosa zu; in den dicksten Teil schneidet von unten her ein Spalt ein, so dass sich die oberflächliche Schicht der Darmschleimhaut an dieser Stelle zungenförmig in das Darmlumen vorschiebt. Die Spiralfalte hat von Schnittebene 33 bis 34 eine Drehung von 450° ausgeführt und macht bis zur nächsten, der Führungslinie 10 entsprechenden Querebene eine weitere Rechtsdrehung von 540°.

In Fig. 35 bildet die Spiralfalte ein verdicktes epitheliales Feld, welches fast die ganze rechte Seite des Darms einnimmt, so dass dessen Kontur gegen das Darmlumen zu gerade verläuft. Von oben schneidet in diese Epithelplatte ein feiner Spalt schief von innen und oben nach aussen und unten ein, der wie in den beiden vorausgehenden Schnitten durch Auswachsen der Falte von unten nach oben bedingt ist.

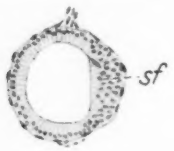


Fig. 35.
Vergr. 45 ×.

Fig. 36.
Vergr. 45 ×.

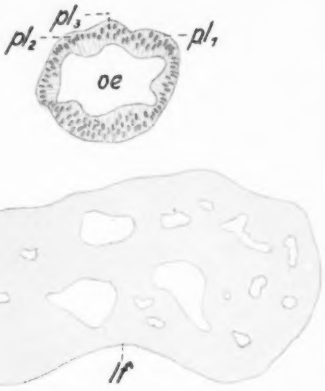


Fig. 37. Vergr. 70 ×.

Das letzte, am weitesten kaudal gelegene Querschnittsbild Fig. 36 ist in der Höhe der Führungslinie 11 gelegt. Es lässt an keiner Stelle mehr eine Faltenbildung erkennen, zeigt aber im dorsalen und rechten lateralen Gebiet der Darmschleimhaut bei *sf* eine epitheliale Verdickung, der auf dem Negativ der Tafelfig. III eine Abflachung der Oberfläche entspricht. Diese Verdickung ist, wie bereits früher hervorgehoben, als Vorläufer der hier in der Folge auftretenden Falte, oder als das kaudale Ende der Spiralfalte überhaupt zu betrachten, so dass die Spiralfalte von der Schnittebene 10 bis hierher eine weitere halbe Umdrehung ausführt; es würde demnach in dem vorliegenden Stadium unter Einrechnung dieses kaudalen Teiles die Spiralfalte im ganzen 5½ von links nach rechts verlaufende Touren beschreiben.

Vergleicht man in diesem Stadium die einzelnen Abschnitte der Spiralfalte, so zeigt sich ein wesentlicher Unterschied zwischen dem oralen und kaudalen Gebiet. Dort besteht sie aus einer Einfaltung der Mukosa, die sich in Form einer typischen Falte in das Darmlumen vorschiebt; im kaudalen Teil, etwa von der Führungslinie 10 der Tafelfig. III ab, findet sich nur

mehr eine Verdickung des Darmepithels, welche, wie die Falte, ebenfalls spiralig verläuft und an diese direkt anschliesst.

Es sind das Zustände, wie sie in gleicher Weise in bezug auf die spiralige Epithelverdickung bereits im Stadium I und in ausgedehnterem Masse im vorausgehenden Stadium II geschildert wurden. Ich werde auf diese Verhältnisse, welche von grösster Bedeutung für die Genese und die ontogenetische Deutung der Spiralfalte sind, am Schlusse der Abhandlung zurückkommen.

In bezug auf die im Bereiche des Darms zu dieser Zeit gelegenen Gefässe sei hervorgehoben, dass von den zahlreichen, vor der Schnittebene 5 der Tafelfig. III gelegenen längsverlaufenden Gefässen sich kaudal von dieser Stelle nur noch ein auf der Ventralseite des Darms hinziehendes Gefäss, die *Vena subintestinalis*, findet, von welcher im kaudalen Teil einige Quer- oder Ringgefässe an der Seitenwand des Darms emporziehen, die aber nur eine kurze Strecke weit zu verfolgen sind.

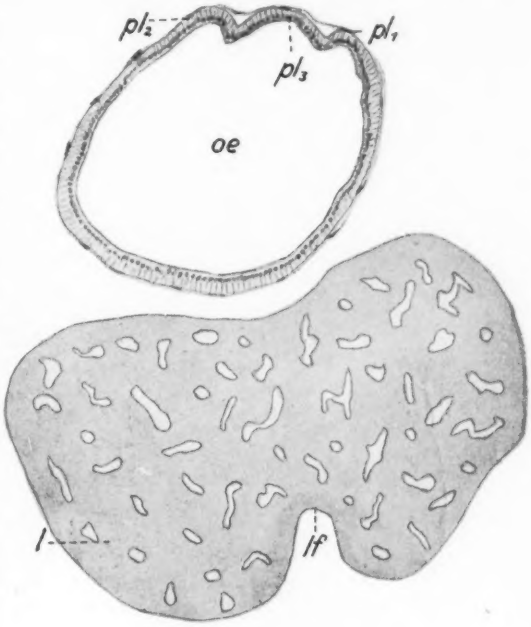


Fig. 38. Vergr. 70 ×.

Auch bei Stadien 10 Tage 14 Stunden nach der Befruchtung zeigt der Darm (Tafelfig. IV) der Acipenserlarve noch die Gliederung in ein dorsales, dotterhaltiges (*dd*) und ein ventrales, fast dotterfreies Segment; dieses zerfällt wieder in einen oralen „Faltendarm" (*fd*) oder „Zwischendarm" und in den kaudal anschliessenden Spiraldarm (*sd*), welcher in den longitudinal gefalteten Enddarm (*ed*) übergeht.

Der dotterhaltige dorsale Abschnitt (Tafelfig. IV, *dd*) ist zu dieser Zeit im Vergleich mit dem vorausgehenden Stadium in orokaudaler Richtung verkürzt und hat die Form einer Spindel angenommen. Der orale, stark verjüngte Pol geht proximal in den Ösophagus (Tafelfig. IV, *oe*) über, der (im Modell nicht wiedergegeben) bis zum Kiemendarm ein in dorsoventraler Richtung abgeflachtes Lumen hat. Dieses ist durch Epithelstränge vielfach in mehrere Fächer zerlegt, welche sich als Reste eines früher vorhandenen Verschlusses des Ösophaguslumens noch erhalten haben.

VOL. 11 1930

Die Schleimhaut des Ösophagus, aus hohen Zylinderzellen gebildet, erhebt sich am Dache, den Seitenwänden und am Boden im oralen Abschnitt in longitudinalen, parallel verlaufenden niederen Falten (Fig. 37), von denen 3 (pl_1, pl_2 und pl_3) am Ösophagusdache nach aussen vortretend bis in den Bereich des dotterhaltigen Darms reichen, während die lateral und unten am Boden des Ösophagus hinziehenden bald verstreichen. So zeigt ein Querschnitt durch die Darmanlage dieses Stadiums in der der Führungslinie 2 entsprechenden Schnittebene die Wandung des Ösophagus (Fig. 38, *oe*) am Boden und an den Seiten glatt; nur am Dache erheben sich, wie auf dem vorausgehenden Schnitte (Fig. 37), drei dorsal konvexe Falten (pl_1, pl_2 und pl_3), welche die direkte Fortsetzung der dort beschriebenen bilden. Von diesen drei Falten verlieren sich die mittlere und linke (pl_3 und pl_2) am Übergange des Ösophagus in den dotterhaltigen Darm allmählich, nur die rechte (pl_1) zieht kaudal weiter und bildet am Dache des dorsalen Darms von aussen gesehen eine laterale Leiste, die über zwei Drittel der ganzen Länge dieses Darmabschnittes, von der Führungslinie 3 bis 8 der Tafelfig. IV, hinzieht. Sie ist aber nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmässig stark entwickelt; das zeigt namentlich eine Stelle, welche der Querschnittsebene 3 der Tafelfig. IV entspricht, die in Fig. 39 abgebildet ist. Man sieht hier den dorsalen Darm (*dd*) als rundliche, in dorsoventraler Richtung etwas abgeflachte Bildung, deren Epithel am Scheitel etwas höher ist. Zugleich tritt diese Stelle nach aussen etwas stärker vor (Fig. 39, pl_1) und entspricht von vorn gesehen ihrer Lage und oralen sowie kaudalen Fortsetzung nach der rechten Dachfalte. Schärfer tritt diese laterale Leiste, welche im Stadium III auf dem Querschnitt Fig. 26 (pl_1) schon angedeutet ist, in den folgenden Querschnitten (Figg. 40 und 41, pl_1) sowie in der Frontalansicht des Modelles (Tafelfig. IV b) bei pl_1 in Erscheinung.

Fig. 39. Vergr. 45 ×.

Auf der linken Seite buchtet sich der dorsale Darm nach unten vor; diese Ausbuchtung ist oral scharf gegen den dorsalen Darm durch eine Furche abgesetzt, während sie kaudal gegen den hinteren Pol allmählich verstreicht. Die rechte Seite dieser Ausbuchtung ist leicht gewölbt und geht ohne scharfe

Grenze in den dorsalen Darm über, während auf der linken Seite eine tiefe Furche die Grenze zwischen dem dorsalen Darm und der Ausbuchtung deutlich kennzeichnet (vgl. Figg. 40 und 41, wobei, wie einleitend hervorgehoben wurde, die Querschnitte von vorn gesehen wiedergegeben sind, so dass die rechte Seite des Querschnittes der linken Seite des Modelles entspricht). Der vordere Teil dieser Ausbuchtung, welche die Verbindung zwischen dorsalem und ventralem Darm darstellt, ist stärker nach links als der kaudale Abschnitt derselben ausgewachsen (vgl. Tafelfig. IV b und die Querschnittsfigg. 40 und 41) und ist dort, wo er frei endigt, in zahlreiche, fingerförmige Fortsätze zerlegt, welche sich über die Medianebene hinweg nach rechts hin erstrecken. Diese Fortsätze (Fig. 40 bei *vd*) stellen Ausstülpungen der Darmschleimhaut dar und sind die Anlagen der *Appendices pyloricæ*, welche an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm resp. Magen und Dünndarm liegen. Diese Grenze wird ausserdem durch die in die *Appendices pyloricæ* einmündenden Ausführungsgänge der Leber und des Pankreas bestimmt, worauf unten näher eingegangen wird.

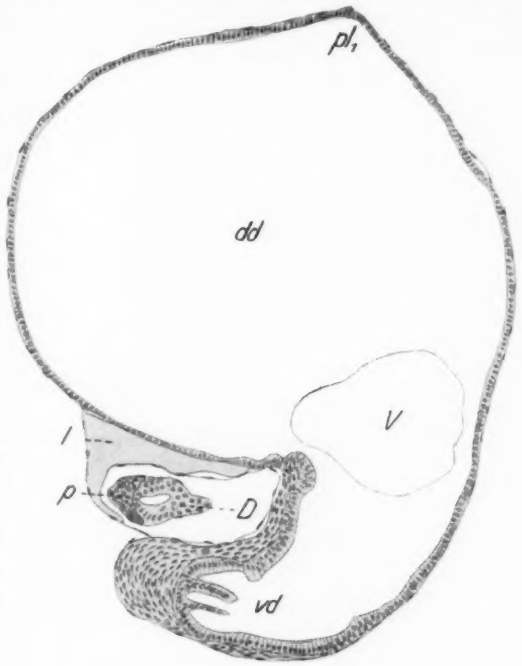


Fig. 40. Vergr. 45 ×.

Die Wand des dorsalen Darms wird in der Dachregion von kubischen Zellen gebildet, welche seitlich in flaches Epithel übergehen, das von zahlreichen Vakuolen erfüllt ist. Im mittleren, ventralen und kaudalen Teil des dorsalen Darms hat das Epithel zylindrische Form und erhebt sich zu Falten, die namentlich an der Übergangsstelle in die Region der *Appendices pyloricæ* (Fig. 41, links und rechts dorsal von *vd*) einen hohen Ausbildungsgrad zeigen. Der aus kleinen, rundlichen (in den Figg. 40 und 41 nicht eingetragenen) Plättchen bestehende Dotter ist von zahlreichen kleinen Vakuolen und einer im mittleren und kaudalen Drittel gelegenen grossen Vakuole durchsetzt (Fig. 40 und 41, *V*).

Der ventrale Darm gliedert sich in die *Appendices pyloricæ* und einen daran anschliessenden, von Längsfalten durchzogenen Abschnitt, welche

zusammenfassend nach dem Vorgange von REDEKE[12] als „Zwischendarm" zu bezeichnen wären, ferner in den daran anschliessenden Spiraldarm, die Leber, das Pankreas und den Enddarm. Bereits im Stadium III in ihren ersten Anfängen mit Ausnahme der *Appendices pyloricæ* vorhanden, haben diese Gebilde im Stadium IV eine weitere Ausbildung und Übereinstimmung mit ihrer definitiven Form und Lage erfahren.

Der im Stadium IV am weitesten oral gelegene Abschnitt des ventralen Darms ist die Leber (Tafelfig. IV, *l*). Sie ist im Stadium III als eine dünne Platte dem dorsalen Dotterdarm ventral (Tafelfig. III, *l*) angelagert, und zwar jenem Teil, welcher im Laufe der Entwicklung durch Resorption des Dotters in orokaudaler Richtung im Querdurchmesser abnimmt und in den Ösophagus einbezogen wird. Gleichzeitig mit dieser Umformung nimmt die Leberanlage im Dickendurchmesser bedeutend zu und füllt so kompensatorisch den durch die Dotterresorption gewonnenen Raum ventral vom Ösophagus aus. Die Leberanlage hat zu dieser Zeit annähernd die Form eines Keiles mit oral gerichteter Basis, dessen eine, dorsal gewandte konkave Fläche sich der Unterseite des dorsalen Darms anlagert, während die ventrale Fläche durch eine schief von links vorn nach rechts hinten verlaufende Furche (Figg. 37 und 38, *lf*) in einen kleinen linken und einen grösseren rechten Lappen geteilt wird. Der rechte Lappen reicht zapfenartig weiter kaudal als der linke und aus ihm nimmt der Lebergang seinen Ursprung, um in die orale Wand des Appendixdarms zu münden. Der Lebergang (*dh*) ist in der Tafelfig. IV in der Nische zwischen dorsalem (*dd*) und ventralem Darm (*vd*) sowie Leber (*l*) als letzte Verbindung der sonst vom Darm vollständig isolierten Leber gelegen.

Der kaudal an die Leberanlage anschliessende Teil des ventralen Darms, welcher im Stadium III (Tafelfig. III) von der Marke *dv* bis zur Führungslinie *pa* reicht und der das Verbindungsstück und den späteren „Appendixdarm" liefert, ist zu dieser Zeit nur durch eine seichte Furche auf der linken Seite vom dorsalen Darm getrennt. Er ist seiner Genese nach als ventrale Aussackung des dorsalen Darms zu betrachten, wie das die Querschnittsfig. 26 (S. 58) zeigt. Diese Abgliederung des Appendixdarms ist im Stadium IV noch schärfer dadurch in Erscheinung getreten, dass die von links einschneidende Trennungsfurche tiefer und dadurch die Verbindungsbrücke zwischen beiden Darmabschnitten verschmälert wurde. Der dorsale wie der Appendixdarm sind zu dieser Zeit noch von grossen und kleinen Dotterplättchen erfüllt, zwischen welchen kleinere und grössere Vakuolen liegen; namentlich findet sich (vgl. S. 51) eine sehr grosse Vakuole im dorsalen Darm (Figg. 40 und 41, *V*), welche ihre grösste Ausdehnung im Bereiche dorsal vom Appendixdarm zeigt, an einer Stelle, wo für die Resorption Bedingungen herrschen, welche die Aufnahme von Dottermaterial durch den hier unmittelbar anschliessenden Appendix- und Spiraldarm mit vielen Falten sehr günstig

erscheinen lassen. An der freien, linken (von vorn gesehenen) Kante des Appendixdarms erhebt sich das Darmepithel in mehreren Falten, so dass das Darmlumen in Form von handschuhfingerartigen Ausbuchtungen vorgetrieben ist: Es ist das jene Stelle, welche in der Frontalabbildung IV b des Stadiums IV mit *ap* bezeichnet ist und in der Nische zwischen Verbindungsstück (*vd*) und der Einmündung des Leberganges bei *dh* die sog. *Appendices pyloricæ* zeigt. Ein Vergleich der Stadien III und IV ergibt demnach, dass der zwischen den Führungslinien *dv* und *pa* der Tafelfig. III gelegne Abschnitt des ventralen Darms der Appendixdarm ist, der unmittelbar an den Pylorus anschliesst und die *Appendices pyloricæ* geliefert hat; in ihn mündet von vorn (Tafelfig. IV b bei *dh*) der Lebergang zusammen mit dem rechten ventralen Pankreas ein.

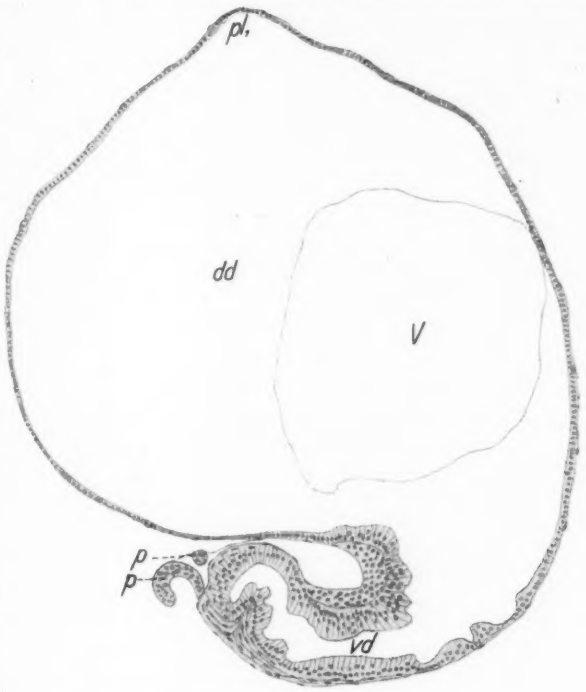


Fig. 41. Vergr. 46 ×.

Ein an den Appendixdarm anschliessender Darmabschnitt (Tafelfig. IV, *fd*) beginnt im Stadium IV bei der Marke *x* und endet zwischen den Führungslinien 11 und 12 der Modellfig. IV. Er besteht aus zwei fast gleich langen Teilen, einem vorderen engeren, in dorsoventraler Richtung abgeplatteten, und einem hinteren, spindelförmig aufgetriebenen Teil. Diese Gliederung ist bereits im Stadium III (vgl. Tafelfig. III den Abschnitt des ventralen Darms von der Führungslinie *pa* bis etwas vor die Führungslinie 5) zu erkennen. Beiden Abschnitten ist eigen, dass an ihrer ventralen und lateralen Wand longitudinale Falten verlaufen — ich bezeichne daher diesen Darm „longitudinalen Faltendarm" oder kurz „Faltendarm" —, welche, am Boden stark entwickelt, an den Seiten gegen das Darmdach hin allmählich verstreichen. Am kaudalen Pol des Faltendarms gehen die longitudinalen Falten in schräg verlaufende über, von denen namentlich eine (*sf*) auf der linken, dem Beschauer abgekehrten Seite des Modelles IV tiefer einschneidet

und direkt in die Spiralfalte, aber im entgegengesetzten Sinne gedreht, ausläuft. Ich werde auf diese Falten unten bei Beschreibung der Mitteldarmschlingengenese (S. 112) zurückkommen.

Die den Führungslinien 5—11 entsprechenden Querschnittsfigg. 41—46 und 48 lassen das Verhalten der Falten dieses Darmabschnittes auf dem Querschnitte erkennen, und ein Vergleich mit dem vorausgehenden Stadium zeigt, dass die Falten mit fortschreitender Entwicklung in dorsoventraler Richtung, d. h. von den Seiten gegen den Boden des Darms zurückgebildet werden und auch am Boden an Höhe abgenommen haben.

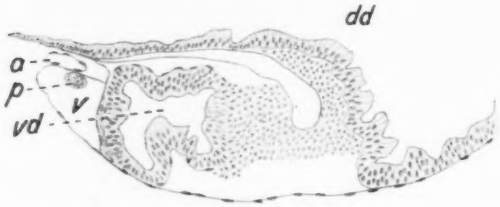


Fig. 42. Vergr. 70 ×.

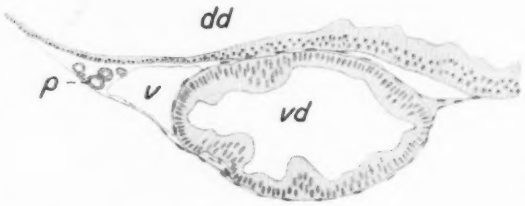


Fig. 43. Vergr. 70 ×.

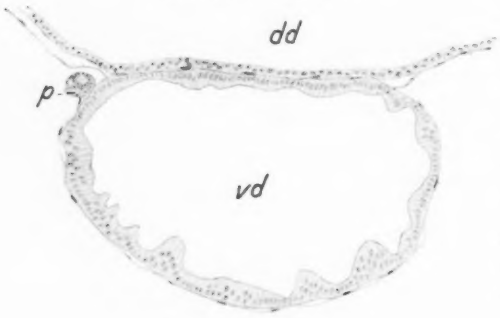


Fig. 44. Vergr. 70 ×.

In Fig. 41 ist der ventrale Darm (*vd*) an einer Stelle getroffen, wo er mit dem dorsalen noch offen kommuniziert; das niedere, kubische Epithel des dorsalen Darms (*dd*) geht gegen den ventralen Darm in hohes Zylinderepithel über; es erhebt sich am Übergang vom dorsalen zum ventralen Darm und in diesem selbst zu unregelmässigen Falten. Das Epithel ist von grösseren und kleineren Vakuolen durchsetzt, welche von teils homogenen, teils scholligen Dottermassen erfüllt sind. Auch im Lumen des ventralen Darms findet sich streckenweise derartiger Dotter, der dann mit jenem des dorsalen Darms direkt zusammenhängt.

Auf dem nächsten, der Richtungslinie 6 entsprechenden Querschnitt (Fig. 42), der nur das ventrale Gebiet des Darms wiedergibt, ist der ventrale Darm (*vd*) vom dorsalen (*dd*) durch die weit ventral und oral einschneidende Mitteldarmfurche bis auf eine schmale Verbindungsbrücke abgetrennt, die auf dem Schnitt fast ausschliesslich von den (in der Fig. 42 zwischen *vd* und *dd* eingezeichneten) Epithelzellen der kaudalen Wand des Verbindungsstückes zwischen dorsalem und ventralem Darm gebildet wird. Epithelialfalten finden sich sowohl in dem abgegliederten ventralen Darm (*vd*) als

auch in dem auf dieser Figur noch sichtbaren ventralen Teil des dorsalen Darms (*dd*). Der folgende, in Fig. 43 abgebildete, durch die Führungslinie 7 der Tafelfig. IV gelegte und ebenfalls nur den ventralen Teil des Modells wiedergebende Querschnitt zeigt den in dorsoventraler Richtung abgeplatteten, ventralen Darm (*vd*) mit der darüber gelegenen ventralen Wand des dorsalen Darms (*dd*). Rechts vom ventralen Darm (in der Fig. 43 links) in dem Winkel zwischen dem dorsalen und ventralen Darm liegt wie in Fig. 42 der Querschnitt des Pankreas (*p*), das in dem oralen, in Fig. 42 wiedergegebenen Abschnitt aus einem einfachen Gang, in der weiter kaudal gelegenen Schnittebene der Fig. 43 aus mehreren quergetroffenen Kanälen gebildet wird. Neben dem Pankreas liegt in Fig. 43 eine weite Vene (*v*), die *Vena mesenterica dextra*, als rechte Wurzel der Pfortader, die in Fig. 42 das Pankreas (*p*) fast von allen Seiten umschliesst und von einer Darmarterie (*a*) überlagert wird. Auch in Fig. 43 erhebt sich die Epithelwand des ventralen Darms in zahlreichen quergetroffenen Falten; dem hohen Zylinderepithel sind zahlreiche grössere und kleinere Vakuolen (in den Figuren nicht wiedergegeben) eingelagert. So gestaltet finde ich das Epithel in diesem Stadium bis in die Schnittebene 9 der Tafelfig. IV; von da ab nehmen die Vakuolen im Epithel gradatim kaudalwärts bis zum Beginn des Spiraldarms immer mehr ab, um von der Schnittebene 11 der Tafelfig. IV ab nur noch sporadisch ohne bestimmte Lokalisation vorzukommen. Die Querschnitte Figg. 44 und 45, den Führungslinien 8 und 9 der Tafelfig. IV entsprechend gelegt, treffen noch den kaudalen Pol des dorsalen Darms und vom ventralen Darm die Übergangszone von der vorderen, in dorsoventraler Richtung abgeflachten in die hintere spindelförmige Hälfte. Während auf dem Schnittbilde der Fig. 44 am Boden des ventralen Darms noch zahlreiche epitheliale Falten bestehen, sind dieselben im dorsalen Darm vollkommen verschwunden. Die gleichen Verhältnisse zeigt der Querschnitt Fig. 45, wo der fast kreisrunde Querschnitt des ventralen Darms am Boden noch starkentwickelte

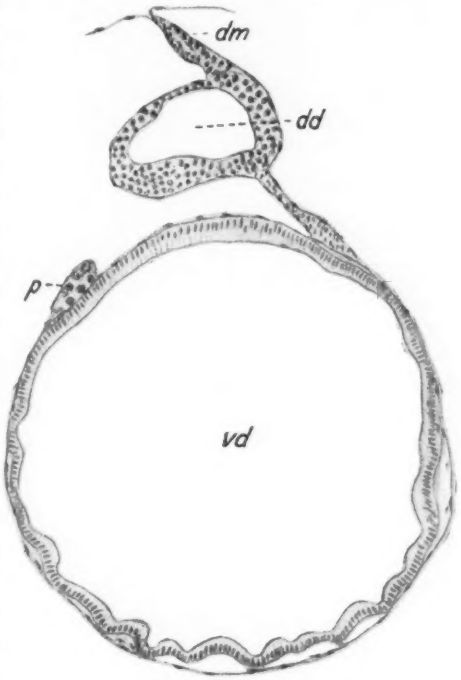


Fig. 45. Vergr. 70 ×.

VOL. 11 1930

Faltenbildung aufweist; an den Seiten nimmt diese sowohl an Höhe als auch an Zahl ab, um am Dache vollkommen zu verschwinden.

Die Anlagen des Pankreas zeigen auf den Querschnitten Figg. 44 und 45 die Anschnitte mehrerer Schläuche; das Pankreas hat sich nach den Angaben von KUPFFER[4] aus einer hinteren dorsalen, einer vorderen dorsalen und zwei vorderen ventralen Anlagen entwickelt und ist in diesem Stadium zu einer einheitlichen Anlage vereinigt; sie liegt (Tafelfig. IV a, *p*) den vorderen zwei Dritteln des Faltendarms rechterseits und dorsal als enger epithelialer Schlauch an. Von diesem gehen zahlreiche epitheliale, hohle und solide Sprossen aus, so dass auf entsprechenden Querschnitten (vgl. Figg. 43—45) neben dem Hauptgang zwei oder mehrere hohle oder solide Epithelringe getroffen sind. Oral, unmittelbar hinter der Leberanlage, gabelt sich das Pankreas in einen rechten und einen linken Schenkel, welche zum Teil aus dem von KUPFFER[4] beschriebenen rechten und linken, aus dem primitiven Lebergang hervorgegangenen ventralen Pankreas gebildet sind. Das zeigt die in Tafelfig. IV a wiedergegebene Teilansicht des Darmmodells, welche die oralen zwei Drittel des Faltendarms mit dem Pankreas, von der dorsalen Seite gesehen, wiedergibt. Man sieht dort die ungleiche Dicke des Pankreasschlauches, welche durch die zahlreichen hohlen und soliden Sprossen der Pankreasanlage bedingt ist. Das Pankreas liegt in seinem kaudalen Abschnitt hakenförmig quer über die Medianebene hinweg, um links auf dem Dache des Faltendarms ein Stück in oraler Richtung weiterzuziehen. Dieser Teil des Pankreas ist es (Tafelfig. IV a, pd_1), welcher von KUPFFER[4] als hinteres, dorsales Pankreas beschrieben wurde, welches als epithelialer Blindsack aus dem Darmdache hervorsprosst und nach rechts, links sowie dorsal auswächst, um auf der rechten Seite des Darms mit dem oralen Pankreas in Verbindung zu treten. Von diesem dorsalen Pankreas geht im Stadium IV auch ein kaudalwärts gerichteter, spornartiger Fortsatz aus, den KUPFFER[4] als kaudalwärts wachsenden Schlauch beschrieb, der „nach kurzer Strecke an der rechten Seite des Hinterdarms blind" endigt. Was hier von KUPFFER[4] als Hinterdarm bezeichnet wurde, der allein die Spiralklappe liefern soll, entspricht dem von mir als Faltendarm resp. Zwischendarm bezeichneten Abschnitt des Mitteldarms.

Der linke Schenkel des hinteren dorsalen Pankreas gabelt sich in je einen oral und kaudal gerichteten Fortsatz, welcher im Stadium IV aus epithelialen Schläuchen mit zum Teil aufgelockerten Zellen besteht. Im dorsalen und lateralen Bezirk dieses Pankreasabschnittes weisen die sonst platten Epithelien resp. die Kerne des Mesenterialepithels eine auffallende Veränderung auf: sie sind ovoid und mit ihrer Längsachse radiär gegen die Pankreasanlage eingestellt. Es handelt sich hier um jenen Teil der dorsalen hinteren Pankreasanlage, welcher nach Auflockerung des epithelialen Verbandes, Isolation und Abrundung seiner Zellen nach den Angaben KUPFFERS[4] lymphoiden Cha-

rakter annehmen und durch „Splenisation" der tubulösen Drüse zum hinteren Abschnitt der Milz werden soll.

Das gleiche Schicksal erfährt nach KUPFFER[4] der linke Stamm der oralen Gabelung der Pankreasanlage (Tafelfig. IV a, *lp*), welche, aus einem vorderen, dorsalen Divertikel entstanden, in zwei Querschenkel ausgewachsen ist. Der rechte dieser Schenkel (Tafelfig. IV a, *rp*) verschmilzt mit der auf der rechten Seite des Faltendarms vorwachsenden dorsalen, rechten Pankreasanlage sowie mit der aus dem primären Lebergang hervorsprossenden rechten ventralen Pankreasanlage und liefert so nach KUPFFER[4] die definitive Pankreasanlage. Der linke Schenkel der vorderen dorsalen Anlage (Tafelfig. IV a, *lp*) besteht auch hier aus epithelialen Schläuchen, deren Zellen sich auflockern und ihr epitheliales Gefüge verlieren. Ich finde das Epithel des Peritoneums resp. Mesenteriums an der ventralen Umschlagsstelle auf den Darm in hohes, kubisches Epithel mit ovoiden Kernen umgewandelt, deren Längsachsen senkrecht auf die Darmoberfläche resp. die ventrale linke Pankreasanlage orientiert sind. Durch das fortschreitende Auftreten lymphoider Zellen wird hier das Mesenterium, wie bereits KUPFFER[4] angegeben hat, nach links hin vorgebuchtet und diese linke vordere Anlage der Milz, welche bei 4 Wochen alten Störembryonen noch von der kaudalen linken Milzanlage getrennt ist, verbindet sich im Laufe der Entwicklung mit der kaudalen Anlage (KUPFFER[4]). Es wäre also nach den Ergebnissen der Untersuchungen von KUPFFER[4] die Milz in ihrem oralen und kaudalen Gebiet in ihrer ganzen Ausdehnung durch Splenisation eines primär vorhandenen Pankreas entstanden. Demgegenüber möchte ich auf die charakteristische Umformung des Mesenterialepithels gerade im Bereiche der Milzanlage hinweisen, über dessen Bedeutung und eventuelle Beteiligung an der Genese der Milz, im besonderen zwischen dem oralen und kaudalen durch Splenisation des Pankreas entstandenen Anteil ich an anderer Stelle berichten werde.

Mit dem Faltendarm endet der von REDEKE[12] als Zwischendarm bezeichnete Abschnitt des Darmkanals, wobei REDEKE[12] unter Zwischendarm den bei einigen Haien zwischen Pylorus und Spiraldarm gelegenen klappenfreien Abschnitt des Mitteldarms versteht, der also rostral vom Spiraldarm liegt und zugleich das Duodenum mit umfasst.

An den kaudalen Pol des Faltendarms und damit des Zwischendarms schliesst sich der spiralig gedrehte Abschnitt des ventralen Darms an, welcher sich in orokaudaler Richtung nahezu um die Hälfte im Querdurchmesser verjüngt und deutlich gegen den mit Längsfalten ausgekleideten Enddarm (Tafelfig. IV, *ed*) abgegrenzt ist. Der Spiraldarm beschreibt in diesem Stadium 6½ von links nach rechts gedrehte Windungen, hat also im Vergleich mit Stadium III keine stärkere Drehung erfahren. Die einander zugekehrten Flächen dieser Windungen sind im vorderen Bereich des Spiraldarms so

VOL. 11 1930

gestaltet, dass die oral sehende Fläche der kaudalen Windung konkav, die entsprechende kaudale Fläche der vorausgehenden Windung konvex ist. Im kaudalen Teil des Spiraldarms ist das Verhältnis umgekehrt. Oral greift der Spiraldarm in das Gebiet des Faltendarms über; die erste, unmittelbar vor der Führungslinie 12 (Tafelfig. IV) einschneidende Tour ist besonders breit und tief. Diese Furche spaltet sich in zwei Schenkel, von denen der eine (Tafelfig. IV, *gw*), mehr quer gestellt, tief einschneidet und in der Spiralfalte entgegengesetztem Sinne von rechts nach links verläuft, der andere (*sf*, in der Tafelfig. IV auf der dem Beschauer abgewendeten Seite punktiert angegeben) die Spirale im gleichen Sinne wie im kaudalen Abschnitt des Spiraldarms gedreht fortsetzt und lang ausgezogen flach endigt. Diese Furche ist es, mit welcher der Spiraldarm in der Höhe der Führungslinie 10 (Tafelfig. IV) oral beginnt. Ich habe in Fig. 46 den Querschnitt des Darms in dieser Höhe und bei stärkerer Vergrösserung an der Stelle, wo die Spiralfalte gelegen ist (Fig. 47), abgebildet. Man sieht von der dorsalen Seite die beiden Blätter des Mesenteriums (Fig. 46, *dm*) auf den Darm übergehen, dessen Wand links dorsal und dorsolateral von hohem, einschichtigem Zylinderepithel mit deutlichem Kutikularsaum gebildet wird. Im ventralen und ventrolateralen Gebiet verliert sich der Kutikularsaum, die Epithelzellen werden breiter und das Protoplasma wird an der dem von feinkörnigem Dotter erfüllten Darmlumen zugekehrten Seite von grossen und kleinen Vakuolen durchsetzt (in der Abbildung Fig. 46 nicht wiedergegeben). Aus diesem Verhalten der Darmepithelien ergibt sich, dass die Histogenese der Darmepithelien in dorsoventraler Richtung abläuft und dort zuletzt ihren Abschluss findet, wo die Resorption des Dotters am längsten in besonders intensiver Weise erfolgt, worauf die im ventralen Gebiet mit Vakuolen und Dotterplättchen durchsetzten Zellen der Mukosa hinweisen. Die Mukosa erhebt sich in dieser Region in zahlreichen niederen Falten, welche quer und schief getroffen den im kaudalen Teil des Faltendarms längs und schief verlaufenden Falten angehören, in deren Grund Gefässe eingebettet liegen. Im rechten oberen Quadranten buchtet sich das Epithel leicht gegen das Darmlumen vor

Fig. 46. Vergr. 70 ×.

(Fig. 46, *sf*); zwischen jenem und der Darmserosa verdickt sich das im übrigen Bereiche des Darms als einfache Zellschicht verlaufende submuköse Bindegewebe zu einer auf dem Querschnitt spindelförmigen Anhäufung. Das ist der Beginn einer Falte, welche auf den folgenden Querschnitten als Spiralfalte immer höher und dementsprechend in der das Negativ des Darms wiedergebenden Tafelfig. IV in orokaudaler Richtung tiefer wird. Verfolgt man die Serie von dieser Schnittebene oralwärts, so reduziert sich diese subepitheliale Bindegewebsverdickung zunächst bis auf eine einschichtige Zellage, um weiter

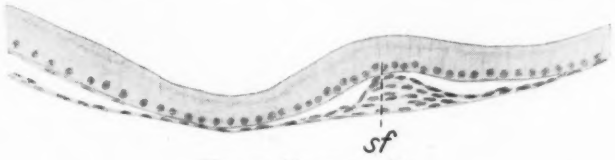


Fig. 47. Vergr. 250 ×.

VOL. 11 1930

oral in jenes Gewebe überzugehen, welches von KUPFFER[4] als dorsale und kaudale Anlage der Milz beschrieben wurde. Diese subepitheliale Bindegewebsverdickung liegt zwischen zwei, aus Pflasterepithelien gebildeten Blättern eingeschlossen, einem tiefen, welches unmittelbar der Basis des Darmepithels anliegt, und einem oberflächlichen, welches als viszerales Blatt des Peritoneums den Darm gegen den Peritonealraum begrenzt und im Bereiche der kaudalen und dorsalen Milzanlage seinen Charakter als Pflasterepithel ändert und in kubisches Epithel übergeht, wie oben (S. 72, 73) beschrieben wurde.

In den Figg. 48—54 sind Querschnitte, den Führungslinien 11—17 der Tafelfig. IV entsprechend, abgebildet, welche das Verhalten der Spiralfalte in den verschiedenen Schnitthöhen zeigen.

Auf dem Querschnitt 48 erhebt sich die Spiralfalte (*sf*) nahe der Mitte der rechten Seitenwand in zwei epithelialen Blättern, zwischen welchen die Submukosa als schmaler Streifen liegt. Im Vergleich mit dem vorausgehenden Schnitt (Fig. 46) ist demnach die Spiralfalte weit über das Niveau der Innenseite der Darmwand herausgetreten und zugleich weiter ventral gerückt. Vergleicht man den Verlauf dieses oralen Teils der Spiralfalte in diesem Stadium mit jenem im Stadium III, wo in Tafelfig. III der Verlauf der Falte (*sf*) ebenfalls punktiert eingetragen ist, so ergeben sich vollkommen analoge Verhältnisse. Sie beginnt hier wie dort als flache Erhebung des Epithels im kaudalen

Fig. 48. Vergr. 70 ×.

Teil des „Faltendarms" und geht in langgezogener Tour in dorsoventralem, von links nach rechts gerichtetem Zug in das eigentliche Gebiet des Spiraldarms über. Eine im entgegengesetzten Sinne, also von rechts nach links, verlaufende Abzweigung, wie sie im Stadium IV besteht und (S. 74) beschrieben wurde, ist im Stadium III ebenfalls bereits schwach angedeutet und in Tafelfig. III in der Fortsetzung der Führungslinie *sf* zu sehen. Bis zur Führungslinie 12 (Tafelfig. IV) hat die Falte von ihrem oralen Ende ab noch nicht eine ganze Tour, sondern etwa 330° beschrieben und liegt, wie Querschnittsfig. 49 zeigt, als keulenförmige Bildung im rechten oberen Quadranten. Die nun kaudal folgenden Touren sind kurz, die Höhe der einzelnen Windungen niedrig, so dass die Spiralfalte mit anderen Worten eine starke

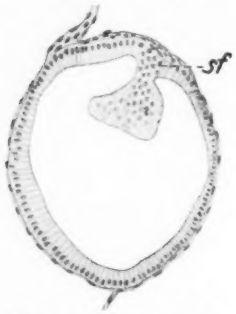


Fig. 49. Vergr. 90 ×.

Fig. 50.
Vergr. 90 ×.

Fig. 51.
Vergr. 90 ×.

Drehung aufweist. Dementsprechend hat dieselbe in dem Querschnittsbilde Fig. 50 (der Führungslinie 13 der Tafelfig. IV entsprechend) bereits eine Drehung von 360° erfahren und springt, wie im vorausgehenden Schnitte, vom rechten oberen Quadranten leicht nach links konkav in das Darmlumen vor. Der starken Drehung entsprechend verläuft die Falte sehr schief und ist deshalb auf dem zur Lichtungsachse des Darms senkrecht geführten Schnitte breit angeschnitten. Das kommt namentlich an der Basis der Falte zum Ausdruck, wo das Darmepithel in mehreren Lagen geschichtet erscheint, das bei exakter Querschnittsführung als einschichtiges Zylinderepithel der dünnen Submukosa aufsitzt.

Die Figg. 51 und 52 geben Querschnitte durch die Spiralfalte nach je einer Doppelwindung durch die mit 14 und 15 bezeichneten Ebenen der Tafelfig. IV wieder. In beiden Schnitten entspringt die Falte im rechten oberen Quadranten und verläuft schief von links oben nach rechts unten. In der Fig. 51 ist die Falte kleiner als in Fig. 50; auch sie ist wegen ihres schrägen Verlaufes an der Basis schief angeschnitten, weshalb die Mukosa hier aus mehreren Epithelschichten gebildet wird. Die Submukosa zieht als schmaler, zentraler bindegewebiger Streifen von der Basis bis an die Spitze der Falte. In Fig. 52 ist die Falte entsprechend dem kaudalen Ende des Spiraldarms niedriger als in Fig. 51; sie liegt als zweiblättrige, epitheliale Ein-

stülpung der dorsalen Darmwand dicht an und in ihrem Zentrum liegt die Submukosa als schmaler bindegewebiger Streifen. Ein schwacher Rest der Spiralfalte ist auch noch in der Schnitthöhe 16 (Tafelfig. IV; Fig. 53, *sf*) zu erkennen; sie bildet hier im rechten dorsolateralen Gebiet der Darmmukosa eine flache Epithelkuppe, welche von den Querschnitten der hier im ganzen Darmlumen aufgetretenen longitudinalen Falten nicht deutlich zu unterscheiden ist. Diese longitudinalen Falten sind bereits in der Schnittebene der Fig. 50 zu bemerken, liegen aber hier erst schwach entwickelt nur im ventralen und ventrolateralen Gebiete der Darmmukosa. Je weiter kaudal desto deutlicher treten diese longitudinalen Falten nicht nur am Boden, sondern im

Fig. 52.
Vergr. 90 ×.

Fig. 53.
Vergr. 90 ×.

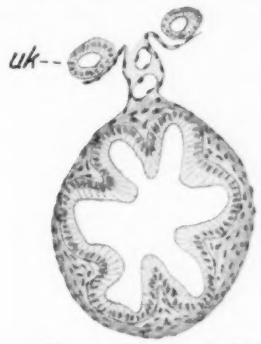


Fig. 54. Vergr. 180 ×.

ganzen Bereich der Darmwand auf und ziehen schliesslich, 6 an Zahl (Fig. 54), parallel entlang, wobei sie in orokaudaler Richtung an Höhe abnehmen und schliesslich ganz verschwinden (Tafelfig. IV, *ed*). Ich bezeichne diese, ausschliesslich von longitudinalen Falten eingenommene Region des Darms als Enddarm; er nimmt die Nierenkanälchen auf und mündet mit einer schlitzförmigen Afteröffnung an der Bauchseite. Um an diese Stelle zu gelangen, krümmt sich der Enddarm ventralwärts, und in diesem Abschnitt ist sein Lumen unmittelbar vor den dorsal einmündenden Nierenkanälchen in diesem Stadium auf eine Strecke von 6 Schnitten (je 15 μ dick) obliteriert, eine Tatsache, welche im Enddarm in ähnlicher Weise z. B. bei Ganoiden (PIPER[8]), bei Selachiern (RÜCKERT[10]) und bei Dipnoern (KERR[13]) beobachtet wurde und hier wie vielfach auch im Ösophagus als temporärer Verschluss kurze Zeit besteht.

Ich gehe nun zur Beschreibung des Darmkanals eines älteren, 26 Tage alten Acipenserembryos über, bei welchem die Entwicklung der Darmspirale in bezug auf die Zahl der Windungen abgeschlossen ist. Der Darm mit seinen Anhangsgebilden wurde in Modellfig. V so rekonstruiert, dass derselbe vom Ösophagus bis an den Enddarm den Innenkontur der Darmschleimhaut, mit anderen Worten das Negativ desselben, wiedergibt, während bei den Anhangsgebilden der Aussenkontur modelliert

wurde. Auf diese Weise erscheinen die in das Darmlumen vorspringenden Falten als Furchen, der Darm selbst um die Dicke seiner Wandung verschmälert. Die von diesem Stadium wiedergegebenen Querschnitte (Figg. 55—58 und 61—82) sind, wie auch bei den vorausgehenden Stadien, von vorn gesehen wiedergegeben, wobei der dorsale Umfang nach oben, der ventrale nach unten gerichtet ist. Zum besseren Verständnis sind einzelne Teile

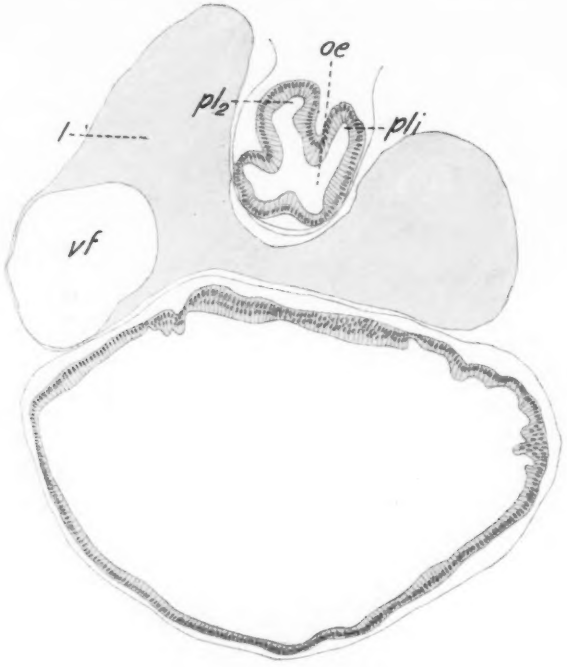


Fig. 55. Vergr. 58 ×.

des Modelles in besonderen Abbildungen (Tafelfig. V a, V b und V c) sowie in einem Schema (Tafelfig. V d) abgebildet.

Bei Betrachtung des in der Seitenansicht von rechts abgebildeten Modelles V lassen sich zunächst ein oraler und ein kaudaler Abschnitt unterscheiden. Ersterer reicht kaudal bis zur Führungslinie 12 und besteht aus mehreren übereinander liegenden Komponenten, welche in dieser Abbildung nur zum Teil zu sehen sind: dem Ösophagus (*oe*) und anschliessendem Kardiateil (*c*), dem Magen, dem Pylorusteil des Magens (*py*), dem Appendixdarm (*ap*) und dem Faltendarm (*fd*), der Leber (*l*), dem Pankreas (*p*). Der hinter der Führungslinie 12 anschliessende kaudale Abschnitt setzt sich zusammen aus dem Spiraldarm (*sf*) und dem Enddarm (*ed*). Über letzterem ist das Endstück der Nierenkanälchen (*nk*) eingezeichnet.

Ich beschreibe im Anschluss an die äussere Form der einzelnen Abschnitte ihre Syntopie und Querschnitte, welche in verschiedenen Höhen, entsprechend den eingetragenen Führungslinien 1—24, gelegt sind. Der Ösophagus (Tafelfig. V, *oe*) bildet in seinem oralen und mittleren Teil auf dem Querschnitt im wesentlichen eine u-förmig eingebogene Röhre (Figg. 55 und 56), an der zunächst vier, dann sechs longitudinale Furchen auf-

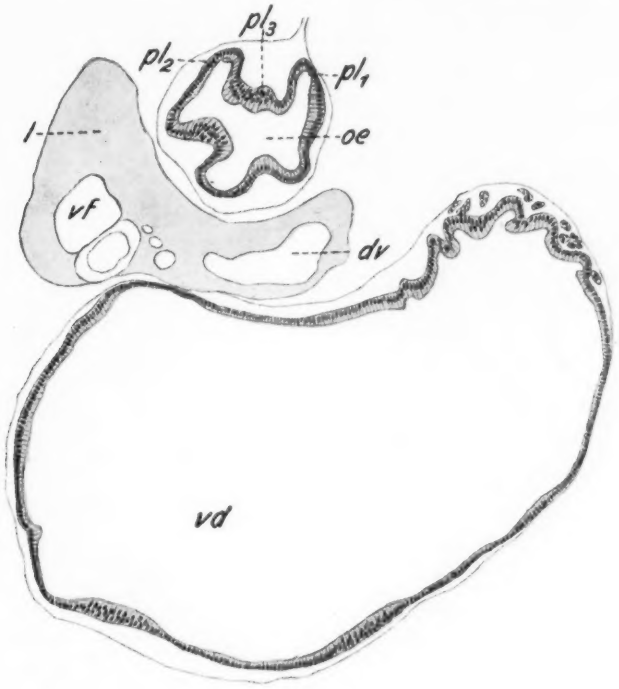


Fig. 56. Vergr. 58 ×.

treten, welchen an der Aussenseite zwei ebensolche Falten entsprechen. Weiter kaudal vermehren sich die Falten, resp. Furchen so, dass in der Schnittebene 3 (Fig. 57) 9 grössere und kleinere vorhanden sind, auf welche unten näher eingegangen werden wird. Bis zu dieser Querebene besteht die Mukosa aus Flimmerepithel mit Becherzellen, welche ein nunmehr überall offenes Ösophaguslumen umschliessen. In der Schnittebene 4 der Tafelfig. V (Fig. 58, *c*) hat sich die Zahl der Falten noch bedeutend vermehrt und der histologische Aufbau wesentlich verändert: es findet sich zwar auch hier das Flimmerepithel mit zahlreichen dazwischen gelagerten Becherzellen, aber die Mukosa schickt einfache und verzweigte tubulöse Drüsen in die Submukosa (Fig. 58, *gg*). Es handelt sich hier um einen neuen Darmabschnitt, welcher auf Grund der Drüsenanlagen als Magen, und zwar als Kardiateil, anzu-

sprechen ist. Der Übergang vom Ösophagus in den Magen erfolgt nicht plötzlich, sondern allmählich, indem die tubulösen Magendrüsen zuerst vereinzelt (Fig. 58, *gg*) hauptsächlich auf der Ventralseite des Darmrohres auftreten, um sich dann weiter kaudal über den ganzen Darmquerschnitt auszudehnen.

Das Darmepithel und die Drüsen sind von einer lockeren Submukosa umgeben, auf welche aussen eine dichtere, aber schmale Schicht meso-

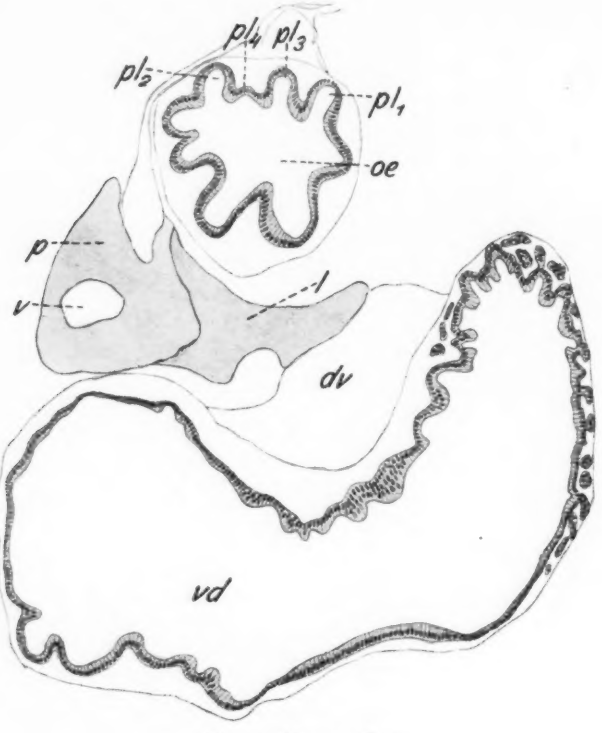


Fig. 57. Vergr. 58 ×.

dermalen Gewebes und schliesslich das Peritoneum folgt. Die beiden Schichten, Submukosa und mesodermales Gewebe, sind in den Querschnittsbildern nicht, das Peritoneum als Linie eingezeichnet. Dasselbe histologische Bild zeigen auch die Figg. 62 und 63 (S. 98, 99), welche Querschnitten des Darms durch die Führungslinien 5 und 6 der Tafelfig. V entsprechen. Hier ist eine dorsal gerichtete Tasche des Kardiaabschnittes (*c*) auffallend, welche auch noch in den folgenden Schnittebenen der Figg. 64 und 65 (S. 100, 101) vorhanden und mit *sb* bezeichnet ist. In den Tafelfigg. V und V a entspricht dieser Falte die langausgezogene linke, kielförmige, von der dorsolateralen Kardiawand entspringende Erhebung *sb*; an der dorsalen Kante dieser Falte setzt sich, wie in den Figg. 62—65 (*dm*) zu sehen ist, das dorsale Mesenterium

an. Das Flimmerepithel der Falte *sb* ist im Vergleich mit dem anschliessenden Magenabschnitt höher und die tubulösen Drüsen sind hier nur spärlich entwickelt. Bei einem 32 Tage alten Störembryo zeigt die Falte noch das gleiche Verhalten, und ein 46 cm langer Stör, also ein ganz entwickeltes Exemplar, dessen Magen in den Tafelfigg. X und XI abgebildet ist und unten eingehend beschrieben wird, lässt die definitive Form derselben und ihre Lagebeziehungen erkennen: Es ergibt sich hieraus, dass diese Falte der frühen

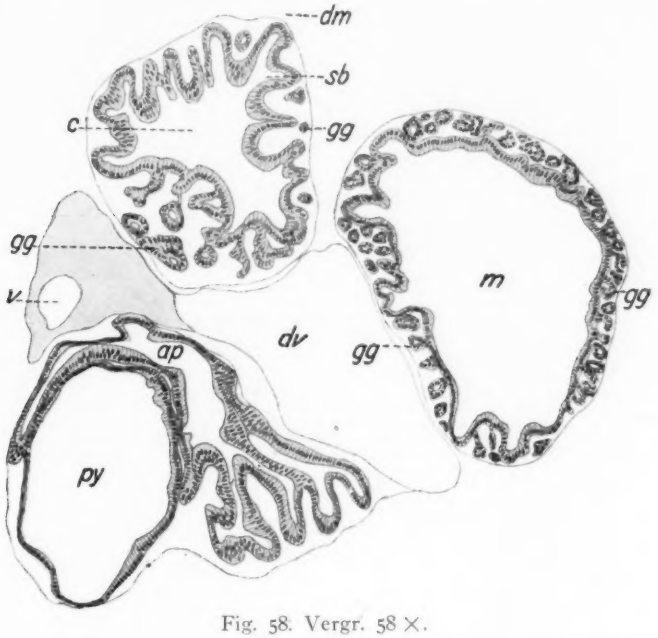


Fig. 58. Vergr. 58 ×.

Anlage der Schwimmblase entspricht, welche demnach als eine von der linken dorsolateralen Wand des Kardiaabschnittes entspringende Aussackung entsteht.

Ich wende mich zur Beschreibung der im Ösophagus und Kardiaabschnitt bereits (S. 66) erwähnten Falten und ihrer Beziehungen zur Schwimmblasenanlage.

Vor allem sind die beiden mit pl_1 und pl_2 bezeichneten Falten von Bedeutung, welche im Stadium V (Tafelfig. V a) die rechte und linke dorsolaterale Kante des Ösophagus bilden. Ich finde sie schon deutlich als dorsolaterale Taschen (Figg. 37 und 38, pl_1 und pl_2) auf Querschnitten im Stadium IV bei Embryonen von zirka 14½ Tagen, wo zwischen ihnen streckenweise auch eine mediane, dorsalkonvexe Ausbuchtung (Figg. 37 und 38, pl_3) entlang zieht. Im Stadium V (26 Tage alt) sind die dorsolateralen Furchen pl_1 und pl_2 stärker dorsal und in die Breite ausgewachsen, die mediane Falte

pl_3 ist aber hier erst in der der Schnittebene 2 der Modellfig. V entsprechenden Fig. 56 deutlich zu erkennen. Das Bild hat sich aber hier insofern geändert, als der diese Falte beherbergende Teil des Darmdaches sich ventral zu einer im ganzen Ösophagus entlang ziehenden Rinne eingesenkt hat, die etwas über die durch die Führungslinie 3 bezeichnete Ebene (Tafelfig. V) zu verfolgen ist. Hier ist nun neben der medianen Falte pl_3 eine weitere, pl_4, aufgetreten, welche, in der Schnittebene 3 (Fig. 57) in ihrem oralen Teil getroffen, sich gerade dorsal auszubuchten beginnt. Die beiden dorsalen Falten pl_3 und pl_4 ziehen schräg von vorn median nach hinten und vereinigen sich mit der linken (auf den Querschnitten rechten) dorsolateralen Falte pl_1. Es entsteht so eine einzige kaudalwärts ziehende Ausbuchtung des Darmdaches, welche als Schwimmblasenanlage (Tafelfig. V, V a, *sb*) nach links von der Mediane jenes Darmteiles in seiner ganzen Länge entspringt, welcher dem oralen Magenabschnitt angehört. Während die rechte dorsolaterale Falte (pl_2) im vorderen Drittel dieses Magenabschnittes verstreicht, zieht die linke (pl_1) unter fortwährender Höhenabnahme bis an den kaudalen Magenpol (Tafelfig. V a, *cmp*), wo sie unter Bildung einer ventralkonkaven Einkerbung ausläuft.

Zur Erklärung des jetzt bestehenden Zustandes greife ich auf jüngere Stadien zurück: Es zeigt sich, dass bei 7½ Tage alten Embryonen die dorsolateralen Falten pl_1 und pl_2 bereits in jenem Abschnitt des Ösophagus zu erkennen sind, welcher sich zwischen Kiemendarm und temporär solidem Ösophagus ausdehnt. Sie bilden hier die unmittelbare Fortsetzung jener paarigen dorsolateralen Furchen, von welchen die Schlundtaschen auswachsen. Präziser und über jenen Teil des Ösophagus ausgedehnt sind diese Falten im Stadium IV (10 Tage 14 Stunden nach der Befruchtung) da zu sehen, wo der Ösophagus bereits eine kontinuierliche Lichtung aufweist und auf einem Querschnitt in Fig. 37 (S. 64) bei *oe* abgebildet ist. Es besteht hier (das Bild ist wie alle Querschnitte von vorn gesehen gezeichnet) eine linke (pl_2) und eine rechte (pl_1) dorsolaterale Ausbuchtung des Lumens, welche, wie im vorausgehenden Stadium, in das dorsolaterale Gebiet des Kiemendarms zu verfolgen sind, von wo sich die Schlundtaschen vorbuchten. Ich bezeichne diese Falten, die von innen gesehen Rinnen darstellen, zusammenfassend als „Kiemen-Schlund-Darmfalten"; sie reichen kaudal bis in die Region der späteren Magenanlage.

Zwischen diesen beiden Falten erhebt sich in diesem Stadium die dorsale Ösophaguswand zu einer unpaaren medianen Falte (Fig. 37, pl_3, S. 64), welche in der Höhe etwas vor dem oralen Ende der Leberanlage beginnt und kaudal bis in die Magenregion reicht und hier wie die Kiemen-Schlund-Darmfalten verstreicht.

Bei einem 12½ Tage alten Störembryo war der Ösophagus in seinem oralen Teil im Querdurchmesser verbreitert und in dorsoventraler Richtung abgeplattet. Das Dachgebiet ist in eine rechte und linke dorsolaterale sowie

mediale Falte gegliedert; während sich letztere in der Höhe der oralen Lebergrenze verliert, ziehen die beiden Kiemen-Schlund-Darmfalten kaudalwärts bis in die Magenregion, wobei im vorderen Ösophagusabschnitt die linke etwas stärker entwickelt ist als die rechte. In der Höhe der Leberanlage und bis in die Magenregion verkleinert sich der Querdurchmesser des Ösophagus, die linke Kiemen-Schlund-Darmfalte tritt hier scharf, firstförmig hervor, die rechte ist breit, abgeflacht und die Wand des Ösophagus zwischen beiden Falten je weiter kaudal desto stärker ventralkonvex eingebuchtet. In der Höhe etwas hinter dem oralen Ende der Leberanlage teilt sich die linke Kiemen-Schlund-Darmfalte in zwei Schenkel; der eine setzt die Richtung dieser Falte direkt kaudal fort, der andere zieht, anfangs durch eine seichte, dann tiefer werdende Furche von ihr getrennt medial- und kaudalwärts. Im weiteren Verlaufe, im Gebiete des Magens, nimmt die linke dorsolaterale Falte an Höhe ab, die mediale verbreitert sich und wird niedriger. Die beiden Falten vereinigen sich schliesslich und bilden eine unpaare linke dorsolaterale Falte, welche erst im oralen Bereich der Magenregion verstreicht.

Diese Faltenbildung der dorsalen Vorderdarmwand hat im Stadium von 26 Tagen eine Neubildung und Ergänzung in der Weise erfahren, dass auf dem Dache des u-förmig eingebuchteten Ösophagus (Tafelfig. V a, *oe*) sich die beiden dorsolateralen Falten pl_1 und pl_2 erheben und eine Mulde begrenzen, in deren kaudalem, in den Magen übergehenden Teil zwei Falten (pl_3 und pl_4) schief von rechts vorn nach links hinten ziehen und in die linke dorsolaterale Kiemen-Schlund-Darmfalte übergehen (Tafelfig. V a). Während die eine (pl_3) bereits im Stadium von 12½ Tagen entwickelt ist, tritt die andere (pl_4) erst in der anschliessenden Entwicklungsperiode bis zum Stadium V in Erscheinung. Über die Art der Entstehung der Falte pl_4 vermag ich keine Angaben zu machen, da mir Zwischenstadien fehlen. Nach allem, was ein Vergleich der Stadien von 12½ und 26 Tagen sowie die Genese und Topographie der medialen Falte pl_3 ergibt, entsteht diese zeitlich wie örtlich vor der Falte pl_1, so dass die Reihenfolge der Entwicklung der dorsalen Vorderdarmfalten in der Weise erfolgt, dass zuerst und gleichzeitig die beiden dorsolateralen Kiemen-Schlund-Darmfalten pl_1 und pl_2, dann die mediale Falte pl_3 und schliesslich pl_4 auftritt. Es wären demnach die beiden ersten Falten als Primärfalten, die beiden letzteren als Sekundärfalten zu bezeichnen.

Zusammenfassend lässt sich demnach sagen, dass zunächst zwei seitliche primäre Falten vom Kiemendarm an bis in das Gebiet der Magenregion hinein bestehen, von welchen die linke mit sekundären Falten in Beziehung tritt, welche aus dem dorsomedialen und oralen Gebiet des Vorderdarms stammen. Die aus der Vereinigung der linken Primärfalte und der beiden Sekundärfalten gebildete Falte setzt sich links von der Medianebene auf dem Dache des kaudalen Ösophagusabschnittes und der Kardiaregion bis an den kaudalen

VOL. 11 1930

Magenpol fort, wobei sie als kammförmige, nach rechts konvexe Aussackung die frühe Anlage der Schwimmblase des Störs darstellt.

In manchen Punkten übereinstimmend mit der Entwicklung der Schwimmblase bei *Acipenser sturio* verläuft jene bei *Amia calva*. Bei diesem Knochenganoiden beschreibt PIPER[8] ihre frühe Anlage als eine dorsal ausgestülpte Epithelfalte, welche aus der rechten Magenkante durch eine longitudinale, von rechts nach links in das Magenlumen eingestülpte Epithelfalte abgetrennt wurde. Diese rechte Magenkante setzt sich oral als rechte Ösophaguskante fort. Eine gleiche Kante findet sich auch auf der linken Seite, so dass bei Amia wie bei Acipenser Bildungen bestehen, welche als „Schlunddarmfalten" bezeichnet werden können, nur mit dem Unterschiede, dass bei Amia die Schwimmblasenanlage näher der rechten und nicht wie bei Acipenser näher der linken dieser Falten gelegen ist. Nach allem, was die Abbildungen von PIPER[8] bei *Amia* erkennen lassen, scheinen auch hier, wie bei Acipenser, die beiden Ösophaguskanten bei offenem Ösophaguslumen in das dorsolaterale Gebiet des Kiemendarms überzugehen, d. h. in jenen Abschnitt des Vorderdarms, von welchem sich die Schlundtaschen ausstülpen. An einer vollständigen Entwicklungsreihe konnte PIPER[8] bei *Amia* feststellen, dass die als lange Epithelfalte angelegte Schwimmblase sich in kaudalkranialer Richtung vom Ösophagusdache abschnürt und zu einem weiten Sacke auswächst, dessen Lumen mit dem des Ösophagus durch einen kurzen, kranialen Längsschlitz kommuniziert.

Als Beginn einer in gleicher Weise und Richtung wie bei *Amia* einsetzenden Abschnürung tritt bei *Acipenser sturio* im Stadium von 26 Tagen am kaudalen Ende der Schwimmblasenanlage eine Einkerbung auf, die in Tafelfig. V a bei der Marke *x* zu erkennen ist.

Diese beim Stör ermittelten Entwicklungsvorgänge der Schwimmblase konnte ich an einem ausreichenden Materiale von Embryonen von *Acipenser ruthenus* bestätigen und ergänzen und den ganzen Vorgang der Bildung der Schwimmblase bis zum definitiven Zustand verfolgen.

Ich beschreibe im folgenden die Entwicklungsvorgänge am Dache des Vorderdarms von *Acipenser ruthenus* nach Rekonstruktionen dieses Gebietes von vier verschiedenen Embryonalstadien bis zum fertigentwickelten Zustande der Schwimmblase und werde dann die Beschreibung des Magens mit seinen Drüsen und des Mittel- und Enddarms anschliessen.

Die Tafelfig. VII gibt den Vorderdarm von der hintersten Schlundtasche (*st*) bis zur späteren Magenregion in der Dorsalansicht von einem 580 Stunden alten *Acipenser ruthenus* nach einem Wachsplattenmodell wieder. Von den beiden stark dorsal ausladenden hinteren Schlundtaschen (*st*) zieht kontinuierlich kaudal je ein Wulst (pl_1 und pl_2), welche den oben bei *Acipenser sturio* (S. 82 u. a. O.) als Haupt- oder Kiemen-Schlund-Darmfalten bezeichneten Bildungen entsprechen: Es sind auch bei *Acipenser ruthenus*

regelmässig vorkommende Falten, welche das Darmdach lateral und dorsal begrenzen. Medial von den hinteren Schlundtaschen und den davon ausgehenden Kiemen-Schlund-Darmfalten erheben sich auf dem Darmdache drei weitere Falten: eine mediane (pl_5) und zwei seitliche (pl_3 und pl_4). Die mediane beginnt mit zwei, in der Mitte durch eine Furche getrennten niederen Falten, die sich nach kurzem Verlauf zu der unpaaren, medianen (pl_5) vereinen. Diese wird kaudal höher und breiter, wobei sie sich mehr nach rechts wendet, so dass sie der rechten Hauptfalte (pl_2) dicht anliegt und kaudal sich mit ihr vereinigt. Durch die Verlagerung nach rechts wird der Zwischenraum zwischen der medianen und der linken Hauptfalte (pl_1) verbreitert. In dieses Gebiet schiebt sich eine neue Faltenbildung (pl_6) ein, die sich kaudal in zwei Schenkel teilt, von denen der eine gegen die linke laterale Hauptfalte (pl_1), der andere gegen die mediane Falte (pl_5) hinzieht. Die beiden vorderen, seitlich von der medianen (pl_5) gelegenen Falten (pl_3 und pl_4) beginnen fast in gleicher Höhe mit der medianen (pl_5) mit flacher aber breiter Basis, werden höher und laufen etwas hinter der letzten Schlundtasche spitz aus. Es bestehen also bei *Acipenser ruthenus* in diesem Stadium im oralen Bereich des Vorderdarms, abgesehen von ventralen Falten, am Dache 5 longitudinale Falten, die sich hinter dem Schlundspaltengebiet auf 3 Hauptfalten reduzieren, die bis in den Bereich der späteren Magenregion sich fortsetzen.

Über die Veränderungen dieser Faltenbildungen im weiteren Verlauf der Entwicklung gibt das Rekonstruktionsmodell eines älteren, 1 060 Stunden (nach dem Ausschlüpfen) alten Embryos von *Acipenser ruthenus* (Tafelfig. IX) einen Einblick. Auch hier wurde das Darmdach von der letzten Schlundtasche (*st*) bis in die Kardiaregion des Magens (Tafelfig. IX, *c*) rekonstruiert. Von den im vorausgehenden Stadium beschriebenen 5 Falten im Bereiche der hinteren Schlundtaschen finden sich hier nur noch drei erhalten. Von diesen bilden eine linke (pl_1) und eine rechte (pl_2) die unmittelbare Fortsetzung der hinteren Schlundtaschen (*st*) wie in dem vorhergehenden Stadium. Zwischen ihnen beginnt noch im Bereiche der letzten Schlundtaschen eine mittlere Falte (pl_3), welche, vom Dache des Vorderdarms allmählich sich erhebend, ebenso wie die beiden lateralen Falten (pl_1 und pl_2) bis in die Kardiaregion des Magens zu verfolgen ist. Bevor sie jedoch diese Region erreicht, gabelt sie sich in zwei Schenkel, von denen der linke (pl_4) in das Gebiet der linken Kiemen-Schlund-Darmfalte (pl_1), der rechte (pl_5) in das der rechten (pl_2) übergeht, wobei dieser sich mehr ventrolateral, jener mehr dorsal und median wendet. In der Fortsetzung der rechten Kiemen-Schlund-Darmfalte (pl_2) und des mit ihr vereinigten rechten Schenkels (pl_5) der Mittelfalte (pl_3) erhebt sich auf der rechten Seite der späteren Kardiaregion eine langgestreckte flache Falte (Tafelfig. IX, *sb*), die sich als Ausstülpung der Magenwand nach links-dorsal vorschiebt. In dieser Auswachszone sowie an ihrer ventrokaudalen Basis und oral ist diese Faltenbildung von der um-

VOL. 11 1930

gebenden Magenwand abgegliedert, die, wie diese Falte selbst, ohne die Drüsen im Modell wiedergegeben ist. Es entsteht dadurch ein Bild, welches in mancher Hinsicht an die Verhältnisse bei *Acipenser sturio* (Tafelfig. V a) erinnert, wo auch mit der lateralen, die Schwimmblase liefernden Kiemen-Schlund-Darmfalte (pl_1) von vorn kommende Falten sekundärer Natur sich vereinigen, allerdings mit dem Unterschied, dass diese Sekundärfalten nicht von einer kontinuierlichen medianen, vom Gebiete der hinteren Schlundtaschen kommenden Falte ihren Ursprung nehmen, wie das bei *Acipenser ruthenus* der Fall ist. Ein weiterer Unterschied zwischen diesen beiden Formen besteht darin, dass bei *Acipenser sturio* die Schwimmblase mit dem Gebiete der linken, bei *Acipenser ruthenus* mit dem der rechten Kiemen-Schlund-Darmfalte in Beziehung tritt.

Dieselben Beziehungen zu den Faltenbildungen des Vorderdarms zeigt auch die Schwimmblasenanlage des ältesten mir zur Verfügung stehenden Stadiums von *Acipenser ruthenus* von 2—2½ Monaten nach dem Ausschlüpfen. In der Tafelfig. VIII ist der Aussenkontur der Mukosa nach einem Wachsplattenmodell wiedergegeben.

An die letzte Schlundtasche (*st*) anschliessend zieht jederseits je eine Falte (pl_1 und pl_2) kaudal, die sich ungefähr in der Mitte des Vorderdarms in je zwei und weiter kaudal in mehrere (bis zu 5) Falten aufteilt, aus denen der auf der rechten Seite der Cardia entspringende Trakt der Schwimmblase hervorgeht. Auch eine Mittelfalte (Tafelfig. VIII, pl_3) nimmt wie in den beiden jüngeren Stadien ihren Ursprung in der Höhe der letzten Kiementaschen (*st*) und steigt kaudal kammartig an. Sie teilt sich im letzten Drittel ihres Verlaufes in 5 Äste, aus denen der linke Anteil der Basis der Schwimmblase (Tafelfig. VIII, *sb*) ihren Ursprung nimmt. Die Schwimmblase bildet zu dieser Zeit eine spindelförmige, abgeflachte Platte, welche in ihrem vorderen Teil im Querschnitt S-förmig, hinten flach-konkav gekrümmt ist. Oral und kaudal verjüngt sie sich und geht ventral mit einem breiten Stiel in das Dach der Kardia, d. h. in die auf demselben endenden Falten des Vorderdarms über. Diese stielartige Verbindung stellt die Anlage des *Ductus pneumaticus* dar, der in dem vorausgehenden Stadium von dem Körper der Schwimmblase noch nicht abgesetzt war und breit mit dem Vorderdarmdache in Verbindung stand.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass das erste deutliche Kennzeichen der Schwimmblasenanlage bei *Acipenser ruthenus* bei meinem Material etwa 800—1 000 Stunden nach dem Ausschlüpfen zu beobachten ist, und zwar in Form einer starken Lateralfalte neben einer im Gebiete der Kardiaregion schon früher aufgetretenen Faltenbildung, die beide, wie oben beschrieben, direkt mit den typischen Kiemen-Schlund-Darmfalten in Zusammenhang stehen.

Ich gebe in den Figg. 59 und 60 zwei Querschnitte durch ein etwas jüngeres Stadium von *Acipenser ruthenus* als das in Tafelfig. IX abgebildete wieder, um diese Verhältnisse an der Ösophagus-Kardiagrenze und in der Kardiaregion zu illustrieren.

Die Fig. 59 zeigt am Dache der Übergangsregion des Ösophagus in die Kardiaregion neben kleineren zwei grössere Falten (*sb* und $pl_1 + pl_2$), von welchen die in der Abbildung oben links und lateral entspringende (*sb*) aus

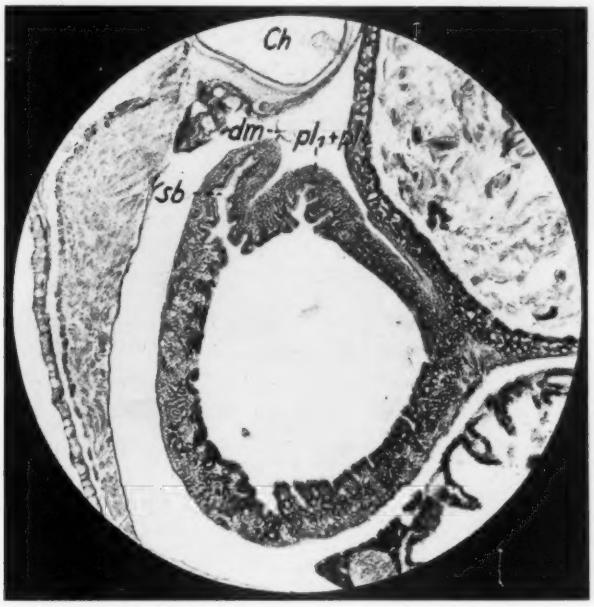


Fig. 59. *Acipenser ruthenus* zirka 1000 Stunden nach dem Ausschlüpfen. Vergr. 55 ×.

der Vereinigung der rechten Kiemen-Schlund-Darmfalte mit dem rechten Schenkel der Mittelfalte (vgl. Tafelfig. IX) hervorgegangen ist. Die in der Fig. 59 oben rechts gelegene Falte ($pl_1 + pl_4$) hat sich ebenfalls aus der Vereinigung zweier grösserer Falten gebildet: aus der linken Kiemen-Schlund-Darmfalte (pl_1) und dem linken Schenkel der Mitteldarmfalte (pl_4). In dieser Schnittebene und auch weiter oral unterscheiden sich diese beiden Falten deutlich voneinander, und zwar durch ihre Form und ihre Beziehungen zum Mesenterium. Die linke (*sb*) ist schmal und hoch, die rechte ($pl_1 + pl_4$) breit, kurz und stark verästelt. Während diese Falte weiter kaudal (Fig. 60) die Darmwand in Form einer breiten, niederen Kuppe vorwölbt und schliesslich in die zahlreichen, vom Dache der Kardiaregion entspringenden Drüsen- und Faltenbildungen übergeht, tritt die linke (*sb*) je weiter kaudal desto mehr über die Oberfläche der Darmwand hervor und liegt schliesslich, wie das

Fig. 59 zeigt, in Form eines gegen die Mediane herübergebogenen Zapfens über dem Darmdach. Dabei entwickelt diese Falte nur an ihrer Basis stärkere Drüsenbildungen, gegen die Spitze zu werden sie kleiner und fehlen schliesslich ganz (Fig. 59, *sb*). Das zweite charakteristische Merkmal, das die Region der Schwimmblasenanlage schon frühzeitig, und zwar vor dem Auftreten derselben gegenüber andern Faltenbildungen markiert, ist durch die Anheftung des Mesenteriums am Darm gegeben. Auf dieses Verhalten des Mesenteriums hat auch MAKSUTOW[14] bei 13—14 Tage alten Embryonen des Sterlets hingewiesen. Sowohl bei *Acipenser sturio* (Figg. 62—64, *dm*) als auch bei *Acipenser ruthenus* heftet sich das dorsale Mesenterium (Figg. 59 und 60, *dm*) sei es an die Schwimmblasenanlage selbst oder an die Stelle ihres zukünftigen Auftretens an und folgt mit seiner Anheftungslinie oral jenem Faltengebiet, aus dem schliesslich die Schwimmblase ihren Ursprung nimmt. Die gleichen Beziehungen finden sich auch bei den Syngnathiden, wo die Untersuchungen RAUTHERS[15] bei *Hippocampus* und *Syngnathus* die Anheftung des Mesenteriums an der Schwimmblasenanlage beweisen, und MAKUSCHOK[16] gibt von der Schwimmblasenanlage bei *Lepidosteus osseus* Abbildungen (l. c., Figg. 9 und 10), welche dieses Verhältnis ebenfalls klar erkennen lassen. Er beschreibt die Anlage der Schwimmblase als in dem Winkel auftretend, der vom rechten und linken viszeralen Blättchen des Peritoneums beim Übergang derselben in das *Mesenterium dorsale* gebildet wird.

Abgesehen von ihren Beziehungen zum Mesenterium unterscheidet sich diese die Schwimmblasenanlage zusammen mit medianen Falten liefernde Seitenfalte in wesentlichen Merkmalen von der kontralateralen analogen Bildung beim Stör und Sterlet. Während erstere ein bedeutend verstärktes Wachstum zeigt, bleibt letztere in auffallender Weise in der Entwicklung zurück. Sie erstreckt sich zwar auch bis in das Gebiet der Kardiaregion, wie ja die in diese Zone fallenden Querschnitte 59 und 60 zeigen; sie hebt aber die dorsale Wand des Darms bedeutend weniger als jene nach aussen vor und verliert sich, wie beschrieben, schliesslich spurlos in den Falten- und Drüsenbildungen des Daches der Kardiaregion. Während die lateralen Kiemen-Schlund-Darmfalten als normal vorkommende „kanonische" Bildungen sowohl bei *Acipenser sturio, ruthenus* und *stellatus* immer gefunden werden, besteht bei *Acipenser sturio* die Mittelfalte nur in der ersten Zeit der Entwicklung und verschwindet in älteren Stadien der Entwicklung (vgl. Tafelfig. V a) im oralen Abschnitt des Vorderdarms vollständig.

So wie sich die dorsalen Falten in den oben beschriebenen Stadien von *Acipenser sturio* und *ruthenus* darstellen, waren sie in den frühesten Entwicklungsperioden nicht. Zur Illustration eines solchen jüngsten Zustandes gebe ich in Tafelfig. VI die Abbildung eines Wachsplattenmodelles von der Dorsalwand der Kiemenregion eines (137 Stunden nach der Befruchtung fixierten) *Acipenser sturio* wieder.

Im Gebiete medial und etwas kaudal von der letzten Schlundtasche (st_5), welche noch nicht durchgebrochen ist, erhebt sich die Darmwand beiderseits kuppenförmig (st_6) infolge einer Verdickung des Epithels der postbranchialen Dachregion. Zwischen diese lateralen, paarigen Verdickungen (st_6) schiebt sich eine mediane Erhebung (st_7), ebenfalls aus verdicktem Epithel bestehend, ein, welche kürzer als die beiden seitlichen ist und in der Mediane eine seichte Einkerbung zeigt.

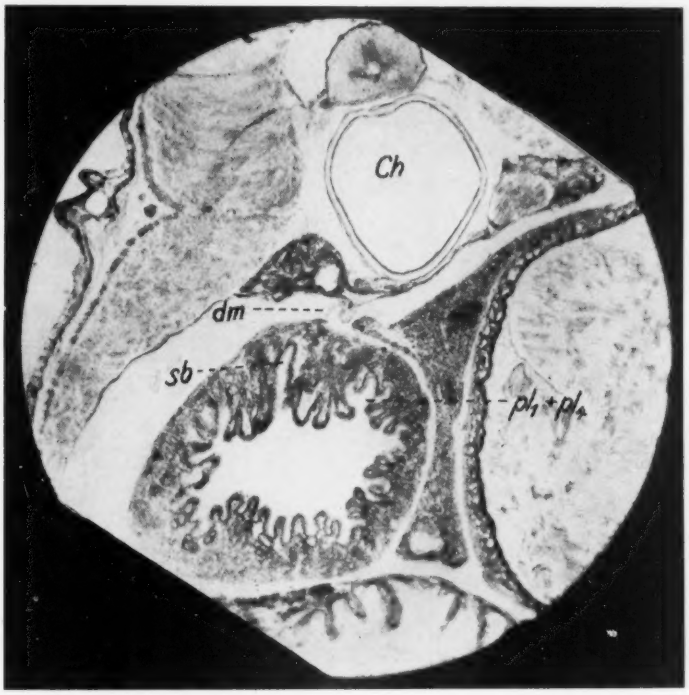


Fig. 60. *Acipenser ruthenus* zirka 1 000 Stunden nach dem Ausschlüpfen. Vergr. 55 ×.

Nach allem, was diese und annähernd gleichaltrige Stadien von Acipenser zeigen, neige ich dahin, diese im postbranchialen Gebiet des Darmdaches auftretenden Verdickungen des Epithels als rudimentäre Schlundtaschenanlagen zu betrachten. Von ihnen entsprechen die lateralen (st_6) als bilateral symmetrische Anlagen dem 6. Schlundtaschenpaar, das etwas kaudal und dorsal verschoben nach innen vom 5. Schlundtaschenpaar zur Entwicklung kommt, während die dorsomediane, durch die seichte Furche ebenfalls als paarige Anlage gekennzeichnete Verdickung (st_7) der letzten rudimentären, 7. Schlundtaschenanlage entspräche. Diese, vollkommen medial verschoben, schliesst das Schlundspaltengebiet kaudal ab und bleibt bis auf die seichte mediane Furche eine scheinbar einheitliche, unpaare Anlage.

Während die Deutung der lateralen Epithelverdickungen (st_6) als rudimentäre Schlundtaschen naheliegend erscheint, ist die Ableitung der medianen Verdickung (st_7) von solchen Anlagen schwieriger. Jedenfalls erscheint die Zurückführung der medianen Erhebung (st_7) auf einen Rest der Epibranchialrinne resp. -falte, aus welcher sich die Hypochorda entwickelte, durch das zeitlich getrennte Auftreten dieser Bildungen ausgeschlossen, wie auch die paarige Anlage dagegen spricht. Aber gerade diese letztere Eigenschaft ist es, welche, wenn sie auch nicht bei allen daraufhin untersuchten Embryonen nachzuweisen war, einen wichtigen Hinweis für die Deutung dieses Gebildes erbringt. Man kann demnach diese mediane Epithelverdickung als Reste hinterster ancestraler Schlundtaschen erklären, welche zunächst ebenso wie die vorletzten Anlagen (st_6) medial verschoben und schliesslich bei vielen Embryonen den Ausdruck ihrer Paarigkeit verloren und zu einer einheitlichen unpaaren und medianen Bildung wurden. Die unpaar gewordene mediane Anlage wäre daher als ein weiterer Schritt in der Reduktion der ursprünglich paarigen Anlage zu betrachten. Dass diese Reduktion auch in älteren Stadien nicht erfolgt und die ursprüngliche paarige Anlage noch zu erkennen ist, beweist das in Tafelfig. VII wiedergegebene und S. 84 ff. beschriebene Modell des Vorderdarms von einer 580 Stunden alten Larve des *Acipenser ruthenus,* wo die mediane, auf dem Ösophagus entlang ziehende Falte (pl_5) sich oral in zwei Schenkel spaltet, welche als Reste der paarigen medianen Anlage die mediane Falte hervorgehen lassen und auch hier noch medial von den hinteren Schlundtaschen dorsal auf dem Dache des Vorderdarms liegen.

Demnach schliesst die Schwimmblase, wo sie, wie bei Acipenser, aus medianer und lateraler Falte hervorgeht, in ihrer medianen Komponente eine paarige Anlage in sich, die ich als den ursprünglichen Ausgangsort der Schwimmblase betrachte. Mit dieser medianen Anlage verbindet sich sekundär eine Lateralfalte, wobei es zu einer Verschiebung der Schwimmblasenbasis nach der der Lateralfalte entsprechenden Seite kommt, wodurch in älteren Stadien der Anschein erweckt wird, als ob die Schwimmblase das Produkt einer lateralen Anlage sei. Ich werde auf diese Verlagerung der Schwimmblasenanlage, welche z. B. bei *Acipenser sturio* mit einer allmählichen Reduktion der medianen Falte einhergeht, bei der Zusammenfassung der Ergebnisse zurückkommen.

Mit dem Auswachsen des Ösophagus in kaudaler Richtung verlängern sich diese drei resp. vier Erhebungen (st_6 und st_7) bei *Acipenser ruthenus* in kaudaler Richtung und werden so zu den drei dorsalen Hauptfalten: von der medianen wächst die bei *Acipenser sturio* später wieder verschwindende Mittelfalte, von den lateralen, welche sich mit den letzten Schlundtaschen (st_5) vereinigen, wachsen die beiden Seiten- oder Kiemen-Schlund-Darmfalten aus.

Solchergestalt erinnern diese an ähnliche Bildungen z. B. bei Amphibien wie *Triton*, wo sie MAKUSCHOK[17] als Seitenrinnen der Postbranchialhöhle oder als Postbranchialrinnen bezeichnet. Sie bilden hier im Anschluss an die hinteren Schlundtaschen die früheste Anlage der paarigen Lungen in Form seitlicher Vertiefungen, wobei deren Epithel analoge Veränderungen wie das der 5. Schlundtaschen erfährt. Aber auch bei Knochenganoiden, Knochenfischen (RAUTHER[15]), Reptilien (z. B. HOCHSTETTER[18]) wurden diese Falten in charakteristischer Weise gefunden und abgebildet; ebenso finde ich sie im Vorderdarm der Zyklostomen und der Dipnoer. Hier zeigen z. B. meine[19] Abbildungen Figg. 22 und 24, welche Querschnitte durch den Vorderdarm und die Lungenanlage von *Ceratodus Forsteri* wiedergeben, diese Falten deutlich, welche auf dem Modell als Längsfalten zu sehen sind. Sehr gut sind die gleichen Gebilde in GREILS[20] Ceratodusarbeit sowohl an Modellabbildungen als auch an entsprechenden Querschnittsbildern des Vorderdarms von *Ceratodus Forsteri*, bei *Polypterus S.* von KERR[34] und von KELLICOTT[41] ebenfalls bei *Ceratodus F.* dargestellt.

VOL. 11 1930

Von grosser Bedeutung in vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht ist eine genaue Kenntnis der Entstehung der Schwimmblase bei der grossen Gruppe der Knochenfische. Unter den wenigen, dieses Thema behandelnden Untersuchungen sind ausser den oben (S. 88) zitierten Angaben von RAUTHER[15] die Mitteilungen hierüber von CORNING[21] zu erwähnen, welcher bei *Salmo fario* am Dache des Ösophagus longitudinale Falten beschreibt, von denen, wie ich in Übereinstimmung mit diesem Autor am gleichen Objekte feststellen konnte, zwei laterale und eine mediane bestehen. Während sich die rechte laterale Falte in orokaudaler Richtung verliert, vereinigt sich die linke Lateralfalte mit der medianen. Aus dieser gemeinsamen Anlage entwickelt sich bei *Salmo fario* die Schwimmblase im Bereiche des Ösophagus. Die mir zur Verfügung stehenden Stadien geben keinen Aufschluss über das erste Auftreten dieser Falten und ihre Beziehungen zum Kiemendarm sowie über den weiteren Verlauf der Entwicklung. Ich hebe nur hervor, dass bei einem anderen Knochenfisch, *Corregonus Palœa*, C. VOGT das erste Auftreten der Schwimmblase beim ausgeschlüpften Tiere als einen Zellhaufen beschreibt, welcher auf der hinteren Wand des Ösophagus aufliegt, und zwar nahe der Stelle, welche zum Magen wird. Die Anlage wächst kaudal aus und in dieser anfangs soliden Zellmasse bildet sich sekundär ein Hohlraum, welcher in der Folge mit verengtem Halse mit dem Darm in Verbindung steht. Bei einem anderen Physostomen, *Trutta fario*, scheint nach eigenen Untersuchungen die erste Entwicklung der Schwimmblase ähnlich zu verlaufen; jedenfalls ergab sich, dass bei einem Embryo von 388 Tagen nach der Befruchtung und zirka 9 mm Länge die Schwimmblasenanlage in Form einer soliden Zellwucherung im linken dorsolateralen Umfang des Vorderdarms zu erkennen ist, welche von dem von links oben an

den Darm herantretenden Mesenterium umschlossen wird. Es ist das eine Region des Darms, welche nicht mehr den glatten Innenkontur des Ösophagus, sondern schon den Beginn einer Faltung der Mukosa zeigt, wie sie der Magenregion eigentümlich ist und die weit kaudal von jener Region liegt, wo von dem zu dieser Zeit noch verschlossenen hinteren Kiemendarm dorsolaterale Falten in den vorderen, ebenfalls noch verschlossenen Ösophagusabschnitt ziehen. Bei einem 53 Tage (nach der Befruchtung) alten Forellenembryo findet sich an der Stelle der oben beschriebenen Zellwucherung eine Ausbuchtung des Vorderdarmdaches, welche kaudal wie ein Sack dem Darm aufliegt und oral auf einer Strecke von 12 Schnitten (von 20 μ Dicke) mit dem Darm in breiter Verbindung steht. Der Grössenzunahme entsprechend hat diese nun hohl gewordene Schwimmblasenanlage sich an der Stelle ihres grössten Durchmessers bis an die Wurzel des Mesenteriums ausgedehnt und dabei eine Vierteldrehung nach rechts ausgeführt, so dass sie jetzt im rechten dorsolateralen Umfang des Vorderdarms liegt, während der Darm selbst nach links und oben verlagert wurde. Es ist das ein Vorgang, welcher auch von MOSER[22, 23] beschrieben wurde und den ich neben inneren Wachstumsvorgängen auch im Sinne einer passiven Drehung deute, bedingt durch das zu dieser Zeit sehr intensive Wachstum der Leber und ungleichmässige Resorptionsvorgänge im Dotter. In diesem Stadium gehört die Schwimmblase in ihrer grössten Ausdehnung dem Ösophagus an, mit einem kleineren kaudalen Teil dem Magen, von dem sie sich in kaudaloraler Richtung abschnürt und ebenso wie dessen Mukosa einschichtiges Zylinderepithel trägt, das aber gegen die Dachregion in hohes kubisches Epithel übergeht und in gleicher Form auch den oralen, im Bereich des Ösophagus gelegenen Abschnitt der Schwimmblase auskleidet. Es sei hier noch auf Angaben von WEBER[24, 25] verwiesen, der bei Lophobranchiern die Schwimmblase als ein kleines Divertikel beschreibt, welches links lateral vom Darm seinen Ursprung nimmt.

Nach diesen Befunden wären zwei Typen in der Entwicklung der Schwimmblase bei den Fischen zu unterscheiden: der eine, bei Knochenfischen festgestellt, zeigt die erste Anlage der Schwimmblase als eine Epithelverdickung, der andere, bei den Knorpel- und Knochenganoiden und einigen Knochenfischen beschrieben, als faltenartige Ausstülpung des Darmdaches. Bei den Ganoiden bestehen genetische Beziehungen der Anlage mit dorsolateralen Falten des Vorderdarms (mediane und Kiemen-Schlund-Darmfalten), in deren Bereich im Kiemendarmgebiet die Schlundtaschen ihren Ursprung nehmen. Diese Falten sind bei den Knochenfischen diskontinuierlich und weniger prägnant ausgebildet als bei den Ganoiden, doch scheint auch bei jenen zwischen der medianen und der dorsolateralen Partie des Vorderdarms resp. der Vorderdarmfalte und der soliden epithelialen Schwimmblasenanlage ein Konnex zu bestehen. Eingehendere und auf zahlreichere Arten der Knochenfische ausgedehnte Untersuchungen haben noch

Klarheit zu erbringen namentlich über das erste Auftreten der Schwimmblase sowie ihre Beziehungen zur Kiemenregion und den dorsolateralen Vorderdarmfalten.

Ich fahre mit der Beschreibung des Vorderdarms von Acipenser im Anschluss an die oben (S. 82) gegebenen Ausführungen fort und schildere zunächst die äussere Form des Magenabschnittes im Stadium von 26 Tagen. Ein Schema, Tafelfig. V d, welches den Aussenkontur der Tafelfig. V a wiedergibt, zeigt die äussere Form des Magens in diesem Stadium (in der Abbildung dunkelgetont wiedergegeben) in Form eines offenen Ringes oder einer Schleife, die in einen oralen (*mbo*) und einen kaudalen Bogen (*mbc*) zerlegt werden kann. Der kaudale Bogen (Schema V d, *mbc*) ist die direkte Fortsetzung des Ösophagus (*oe*) und liegt mit seinem rechten Schenkel, dem Kardiateil des Magens, zunächst in gleicher Ebene wie der Ösophagus, knickt dann scharf nach links ab, wobei er sich zugleich etwas nach unten wendet. Das kaudale Ende der Knickungsstelle bildet den oben erwähnten kaudalen Magenpol (Schema V d und Tafelfig. V a, *cmp*). Der linke Schenkel des kaudalen Magenbogens zieht, nach links konvex ausgebuchtet, oral und geht mit schwach ausgebildeter Einschnürung in den linken Schenkel des oralen Magenbogens (*mbo*) über. Dieser knickt an der Innenseite rechtwinklig, an der Aussenseite im stumpfen Bogen nach rechts zu einem dicken Querschenkel um, der in einen kurzen, kaudal gerichteten Fortsatz, den rechten Längsschenkel des oralen Magenbogens, übergeht. Dieser reicht bis zur Einmündung des Leber-Pankreasganges und geht in den Mitteldarm (Schema V d, *md*) über. Gegen diese Stelle verjüngt sich der Magen und schiebt sich, die Pylorusklappe bildend, wie ein kleineres in ein grösseres Rohr in das weitere Anfangsstück des Mitteldarms hinein. Es bestehen demnach bei Acipenser dieselben Verhältnisse wie bei *Amia calva*, wo nach PIPER[8] die Pylorusklappe dadurch gebildet wird, dass das distale Ende des Pylorus sich in den Anfang des Mitteldarms invaginiert. PIPER[8] vergleicht die vorliegenden Verhältnisse bei *Amia calva* mit der in die Vagina hineingewachsenen *Portio vaginalis uteri*, ein Vergleich, welcher auch bei *Acipenser sturio* zutrifft. Ein Sagittalschnitt durch Pylorus- und anschliessende Appendixdarmregion (Fig. 61) zeigt die einschlägigen Verhältnisse: auch hier entspricht dem äusseren Muttermund die enge Pylorusöffnung (Fig. 61, *ps*). Die Muttermundlippen werden durch den Schleimhautring repräsentiert, der in Fig. 61 auf dem Sagittalschnitt getroffen ist und dort als ventrale (*vl*) und dorsale Lippe (*dl*) bezeichnet sind, die auf der Innenseite von der Schleimhaut des Magens, auf der Aussenseite von der des Mitteldarms überzogen werden, um an der Pylorusöffnung ineinander überzugehen. Dem Scheidengewölbe entspricht die zirkuläre Rinne (Fig. 61, *sgw*), welche rings um den invaginierten Darmteil verläuft. Die Schleimhaut wird bei dem in

VOL. 11 1930

Fig. 61 abgebildeten Stadium von 30 Tagen im Magenabschnitt von einschichtigem Zylinderepithel gebildet, das vielfach Flimmern trägt, womit die von HOPKINS[26] gemachten Angaben übereinstimmen, welcher bei *Acipenser rubicundus* im Magen den grössten Teil des Epithels ebenfalls als Flimmerepithel feststellte. Auf die Schleimhaut des Magens folgt nach aussen eine starke Schicht glatter Muskelfasern (Fig. 61, *msc*), welche in der Längsrichtung und schräg verlaufend bis zum Pylorus ziehen; hier nehmen sie zirkuläre Richtung an und verdicken sich zu einem Ringmuskel (Fig. 61, *spp*), welcher gegen den Anfang des Mitteldarms stark verjüngt in die Muskulatur der invaginierten Klappe übergeht.

Es erübrigt noch die Umformung der Magenanlage aus dem frühesten Zustande des gerade gestreckten Darms zur eben beschriebenen Magenschleife zusammenfassend zu verfolgen. Ich gehe von jenem Stadium aus, welches in Modellfig. I abgebildet ist und den Darm von der letzten Schlundtaschenanlage (*vt*) bis zum Enddarm wiedergibt. Der in diesem Stadium gerade verlaufende Darm zerfällt in einen oralen, kegelförmigen Abschnitt, welcher eine ventral stark vorspringende Dottermasse umschliesst; auf ihn folgt in gerader Fortsetzung der Mitteldarm, der im dorsalen und oralen Bereiche der Darmanlage durch die seichte Mitteldarmfalte (*mdf*) vom Vorderdarm abgegrenzt ist. Die in oroventraler Richtung vorwachsende Mitteldarmfalte gliedert den oralen, dotterreichen Darmabschnitt in ein orales dorsales und ein ventrales kaudales Gebiet, wie das von einem 7½ Tage alten Stör in der Tafelfig. III abgebildet und S. 58 ff. beschrieben wurde. Aus dem dorsalen oralen Abschnitt entwickelt sich der Vorderdarm, d. i. Magen und Ösophagus, aus dem ventralen und kaudalen der dem Spiraldarm vorausgehende Faltendarm. Von letzterem wächst oralwärts die Leber aus, welche in Tafelfig. III als flache Platte dem dotterreichen Vorderdarm ventral anliegt. Die für die definitive Formgestaltung des Magens in Betracht kommenden Vorgänge spielen sich in der Folge im dorsalen und oralen Teil der dotterhaltigen Darmanlage ab, welche dem kaudalen Teil des Vorderdarms angehört. Im Stadium III hat sich von der Mitte bis nahe an das kaudale Ende der dotterhaltigen Darmanlage reichend auf der ventralen Seite ein Gebiet abgegliedert, welches vom linken Umfang des Darms ohne scharfe Grenze sich erhebt und nach rechts mit einer Kante endet, welche hier von der ventralen Fläche des Darms durch eine seichte aber deutliche Furche abgegliedert ist, das ich als „Verbindungsstück" bezeichne und welches dem oralen Teil des Mitteldarms angehört. Diese Furche ist die direkte Fortsetzung der Mitteldarmfurche, welche links bis an die Wurzel des Verbindungsstückes reicht und oral von diesem ihre Fortsetzung in der Darm-Leberspalte findet, während sie rechts ohne Unterbrechung in diese übergeht. Das folgende, 10 Tage 14 Stunden alte Stadium, welches in der Tafelfig. IV wiedergegeben wurde, bildet einen wichtigen Übergang

von dem oben beschriebenen Stadium zu dem definitiven Zustand der „Magenschleife". Der als Verbindungsstück bezeichnete Darmabschnitt ist im Stadium IV stärker ausgewachsen, was namentlich im oralen Teil des Verbindungsstückes deutlich in Erscheinung tritt und die Modellabbildung Tafelfig. IV b sowie ein Vergleich der Querschnittsfigur 26 des Stadiums III und Figg. 40 und 41 des Stadiums IV zeigt. Man sieht hier das Verbindungsstück (*vd*) von der rechten Seite der Darmanlage mit breiter Basis, die nach links durch eine scharfe Kante gegen den Darm abgesetzt ist, entspringen und nach links sich hakenförmig etwas über die Mittellinie herüberkrümmen. Das von vorn gesehen linke orale Ende des Verbindungsstückes ist in mehrere

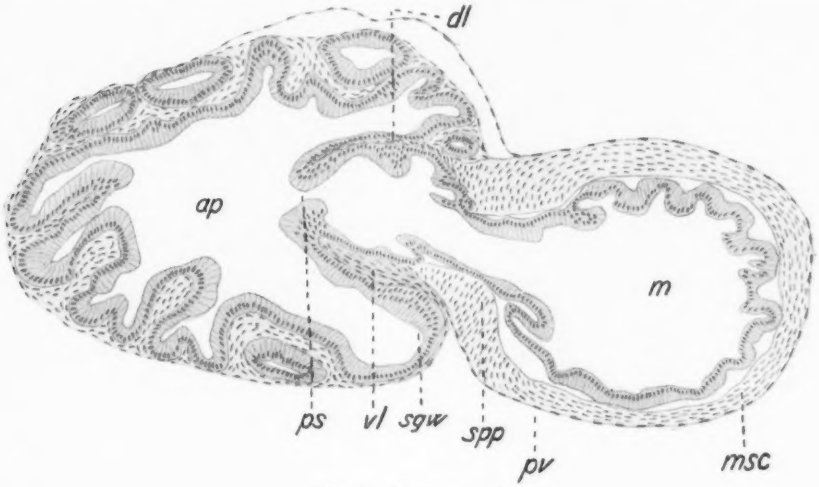


Fig. 61. Vergr. 45 ×.

fingerförmige Fortsätze (Tafelfig. IV b, *ap*) ausgezogen, welche zu dieser Zeit getrennt für sich in den Hohlraum des Verbindungsstückes münden und, wie oben (S. 67 ff.) ausgeführt wurde, die frühen Anlagen der *Appendices pyloricæ* darstellen. In den oralen, nach rechts gelegenen Teil des Verbindungsstückes mündet von vorn her der Lebergang (Tafelfig. IV b bei *dh*), während der Einmündung des Leberganges fast genau gegenüber von der kaudalen Seite her der Mitteldarm in das Verbindungsstück übergeht, und zwar der oben als Faltendarm bezeichnete orale Abschnitt desselben. Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die *Appendices pyloricæ* aus einem Teil des Verbindungsstückes sich entwickelt haben, den ich auch als Appendixdarm bezeichne. Dem Faltendarm liegt rechts und dorsal das dorsale Pankreas an, welches unmittelbar hinter den *Appendices pyloricæ* von rechts seitlich und oben in den Faltendarm einmündet. Durch die Einmündungsstellen von Leber und Pankreas ist die Gliederung des Darms in Vorder- und Mitteldarm genau bestimmt. Daraus folgt, dass jener Teil des Verbindungsstückes, welcher von

seinem Ursprung bis zur Einmündung des Leber-Pankreasganges reicht und in der Tafelfig. IV b und im Querschnittsbilde Figg. 40 und 41 mit *vd* bezeichnet ist, zum Teil dem Mitteldarm, zum Teil dem kaudalen Teil des Vorderdarms angehört; letzterer wird, wie die weiteren Entwicklungsvorgänge zeigen, in die orale Magenschleife mit einbezogen.

Die Entwicklungsperiode zwischen Stadium IV und V führt zur definitiven Formgestaltung des Magens, zur Bildung der Magenschleife, die sich im wesentlichen im Bereiche des Verbindungsstückes abspielt. Dieses hat sich im Stadium V (Tafelfig. V) zum Teil durch orales Auswachsen, vornehmlich aber durch einen an seiner Basis in orokaudaler Richtung vorwachsenden Spalt von dem darüber liegenden Magenabschnitt abgegliedert, so dass die vordem breite Verbindung mit der Magenanlage nur noch in deren kaudalem Bereich bestehen bleibt. Diese Verbindungsbrücke, welche nun dorsalen und ventralen Magenabschnitt miteinander vereinigt, ist der oben (S. 93 ff.) beschriebene „kaudale Magenbogen" (Schema V d und Tafelfig. V a, *mbc*), der kaudal in den kaudalen Magenpol (Schema V d und Tafelfigg. V a und V b, *cmp*) ausläuft. Der orale Magenbogen zieht nunmehr ventral vom Ösophagus und oralen Magenabschnitt quer in oral leicht konvex gekrümmtem Bogen von dem linken zum rechten Schenkel der Magenschleife, welcher nach kurzem Verlauf in den Mittel- resp. Appendixdarm übergeht. Es ist demnach die direkte Verbindung des oralen Magenbogens, d. i. des vormaligen Verbindungsstückes mit der oralen und dorsalen Darmanlage, dem späteren Ösophagus-Kardiaabschnitt, verschwunden und der orale Magenbogen steht nunmehr durch den linken Schenkel der Magenschleife und den kaudalen Magenbogen mit dem Ösophagus-Kardiaabschnitt in Kommunikation. Während dieser Umformung wurde der im kaudalen Ösophagus- und im Kardiaabschnitt reichlich aufgespeicherte Dotter vollkommen resorbiert, so dass dieser vordem spindelförmig aufgetriebene Darmabschnitt nunmehr im Querdurchmesser stark verkleinert ist. Zudem ist durch die charakteristische Formgestaltung des Ösophagus- und Kardiaabschnittes sowie das Auftreten von typischen Falten in der Wand derselben, wie das S. 79 ff. beschrieben wurde, die Grenze zwischen Ösophagus und Magen deutlich in Erscheinung getreten.

In der beschriebenen, dem ausgebildeten Zustande entsprechenden Form bilden Ösophagus, Magen und der orale Teil des Mitteldarms eine Schlinge, deren Schenkel in eine Ebene gelegt einem Doppelhaken oder liegenden ∞ gleichen. Von diesem ∞-förmig gebogenen Darmstück gehört der linke Haken dem Ösophagus-Kardiateil oder, wie oben ausgeführt wurde, dem kaudalen Magenbogen, der rechte Haken dem oralen Magenbogen resp. dem Pylorus und anschliessenden Mitteldarm an. Es ist damit bei Acipenser dieselbe Form des Magens in Erscheinung getreten, wie sie von PIPER[8] bei *Amia calva* im ausgebildeten Zustande beschrieben wurde, doch ist die Genese bei

beiden Formen infolge der verschiedenen Lagerung des Dotters wesentlich verschieden. Während bei Acipenser der Dotter vom Darme umschlossen wird und im wesentlichen in kaudaloraler Richtung fortschreitend durch die Darmwand resorbiert wird, kommt es bei Amia zur Bildung eines Dottersackes, der den gesamten Dotter aufnimmt und zunächst durch einen weiten, dann sich immer mehr verengenden *Ductus omphaloentericus* mit dem Darm in Verbindung steht. Durch diese Konzentration des Dotters im Dottersack kommt es, dass bei Amia das Intestinalrohr frei von Dotter ist, wodurch für die Formgestaltung desselben vollkommen andere mechanische Bedingungen gegeben sind als bei dem, durch die in seinem Innern angehäuften Dottermassen viel weniger plastischen und flexibeln Darm von Acipenser. Da für Amia über die früheste Entwicklung des Darms Angaben fehlen, ist namentlich über die Gliederung in Vorder- und Mitteldarm durch das Auftreten einer Mitteldarmfalte, wie sie bei Acipenser zu beobachten ist, kein Vergleich möglich. Die spätere Genese der Magenschleife erfolgt aber bei Amia durch allmähliche K r ü m m u n g zu der ∞-förmigen Bildung, indem nach PIPER[8] das Querschnittsniveau der kaudalen Ösophagusgrenze, d. h. der Kardia und der Dotterdarmöffnung des Magens, d. h. des Pylorus, als fixe Punkte betrachtet werden können, zwischen denen der proximale Teil des Magens kaudalwärts gesenkt, der distale kranialwärts gehoben wird. Ganz anders spielt sich dieser Vorgang mit dem gleichen formativen Effekt bei Acipenser ab, wo hauptsächlich durch das Einwachsen von Falten in die die spätere Magenregion einnehmende Dottermasse und durch Auswachsen ihrer Wandung die ∞-förmige Schlinge entsteht, deren Schenkel übereinandergeschlagen einen oralen und caudalen Bogen bilden.

Ich wende mich nun zur Beschreibung des oralen Teiles des Mitteldarms, des sog. Falten- und Appendixdarms mit den hier einmündenden grossen Darmdrüsen, welche nach der Definition von REDEKE[12] dem „Zwischendarm" angehören. Infolge der S. 93 ff. beschriebenen Invagination des Pylorus in den oralen Teil des Mitteldarms, den ich als Appendixdarm bezeichne, umgreift im Stadium V die Wandung des letzteren in seiner grössten Ausdehnung kragenförmig, wobei die Überlappung in dorsoventraler Richtung abnimmt, so dass die dorsale Lippe länger, die ventrale kürzer erscheint. Der Faltendarm oder Zwischendarm, welcher vom Pylorus bis zum Anfang des Spiraldarms reicht, zeigt zu dieser Zeit ein Schleimhautrelief, das in seinem vordern Abschnitt ausser kleineren kegelförmigen Erhebungen von langgestreckten Schleimhautfalten gebildet wird, die in orokaudaler Richtung an Höhe abnehmen und im kaudalen Gebiet fast vollkommen verstreichen. Diese Schleimhautfalten sind namentlich im ventralen und lateralen Teil des Zwischendarms stark ausgebildet und verlaufen im oralen Gebiete gebogen, eine kurze Spirale bildend, von rechts nach links und nehmen gegen das Ende des Faltendarms einen geraden, parallel zur Längsachse des Darms gerichteten

Verlauf an. In den medialen Teil des Zwischendarms münden dicht hinter der Pylorusklappe die *Appendices pyloricæ*, indem sie sich bei diesem Objekte zu einem kurzen, dicken Kanal vereinigen (Tafelfigg. V a und V b, *ap*). In diesen münden 6 kurze Schläuche, welche wie die ausgespreizten Finger einer Hand ventromedial und lateral divergieren. Diese Schläuche sind Ausstülpungen der Schleimhaut, von denen die lateralen in diesem Stadium einfache, die medialen mehrfach verzweigte Tubuli darstellen, die getrennt in den gemeinsamen, vom Zwischendarm ausgehenden Stamm einmünden. Bei einem

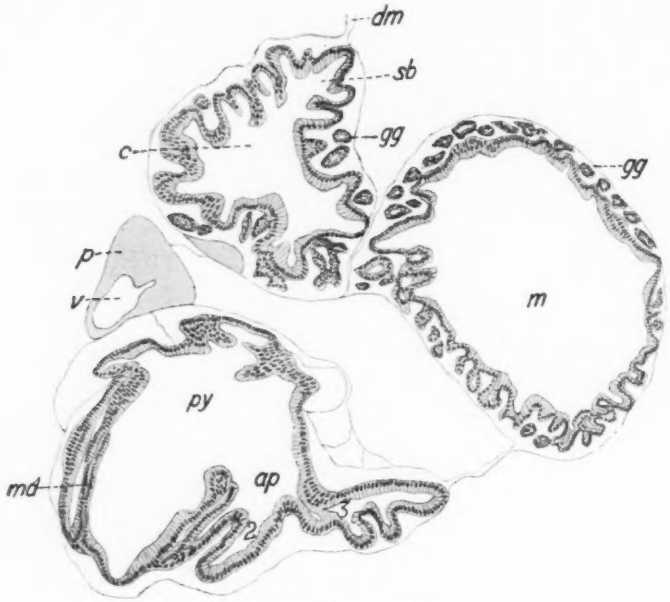


Fig. 62. Vergr. 58 ×.

32 Tage alten Störembryo finde ich die Einmündungsstelle der *Appendices pyloricæ* in den Zwischendarm an der gleichen Stelle; in die Aussackung des Hauptstammes münden zu dieser Zeit neben einigen kleineren Gängen drei grössere Sammelgänge, die sich sekundär in mehrere dünnere Äste gabeln. Drei Mündungsstämme der Appendixdrüsen werden auch von CUVIER[27], MECKEL[28] und JACOBSHAGEN[29] beim erwachsenen *Acipenser sturio* angegeben.

Über die topographischen Beziehungen und die Einmündung in den Zwischendarm geben die in den Figg. 58, 62 und 63 abgebildeten Querschnitte einen Einblick, welche den mit den Ziffern 4, 5 und 6 in Tafelfig. V eingetragenen Querschnittsebenen entsprechen.

Der Querschnitt Fig. 58 trifft oben links den Anfang des Kardiateils (*c*) mit angeschnittenen, von der Magenschleimhaut getrennten Magendrüsen (*gg*), rechts den Magenkörper (*m*) und in gleicher Weise Magendrüsen (*gg*).

Unten links ist der Pylorus (*py*) angeschnitten. Der auf ihm zwerchsackartig aufliegende Darmabschnitt ist das orale Ende der dorsalen Lippe des Mittel- resp. Zwischendarms, das hier nach rechts (im Körper tatsächlich nach links) in den Appendixdarm übergeht; in ihn münden zum Teil median getroffen, zum Teil angeschnitten drei grössere Ausführungsgänge der Pylorusanhänge ein. Ein kleiner vierter liegt, lateral getroffen, daher lumenlos, medial der Pyloruswand an. Die Pylorusanhänge gabeln sich, wie in Fig. 58 an dem lateralen rechten und grösseren medialen zu sehen ist, am Grunde in

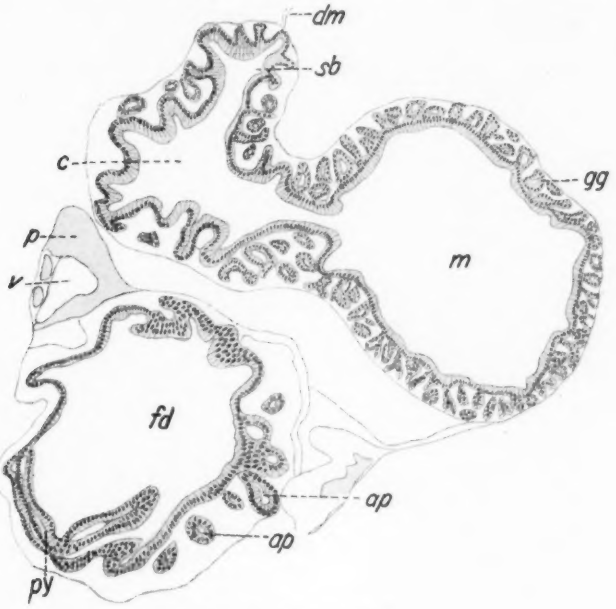


Fig. 63. Vergr. 58 ×.

mehrere Aussackungen. Sie sind, wie der ganze Appendixdarm, von einschichtigem Zylinderepithel ausgekleidet, das deutlichen Kutikularsaum trägt. Der Querschnitt Fig. 62 ist vier Schnitte weiter kaudal (der Führungslinie 5 entsprechend) der Serie entnommen und gibt in bezug auf Pylorus und Mitteldarm insofern ein verändertes Bild, als die dorsale Lippe des Zwischendarms sich frei in den Pylorus öffnet und (im Bilde) links das den Pylorus umgreifende orale Ende des Zwischendarms (*md*) angeschnitten ist. Die Einmündung des Appendixdarms (*ap*) in den Zwischendarm ist weiter geworden, von den Appendixanhängen sind die im vorhergehenden Schnitte als medialer (2) und lateraler (3) bezeichneten noch zu sehen. Der 3. teilt sich ventral und lateral in drei Tubuli; ein lateraler Tubulus liegt wie im Schnitte 58 der Darmwand dicht an. Aus der Beschreibung des Modelles und der Querschnitte ergibt sich demnach, dass die Appendices zunächst in einen gemein-

samen Abschnitt, den Appendixdarm, einmünden und dieser als eine Aussackung des oralen Teiles des Mitteldarms resp. Zwischendarms zu betrachten ist. Es wären demnach mit Rücksicht auf diese Beziehungen die Anhänge besser als Zwischendarmanhänge, oder nach Analogie dieses Darmstückes bei den höheren Wirbeltieren als *Appendices duodenales* zu bezeichnen. Während hier Kardiateil und Magenkörper im Vergleich mit dem vorher beschriebenen Bilde keine Verschiedenheiten aufweisen, ändert sich das vier Schnitte (von je 15 μ Dicke) kaudal, der Führungslinie 6 der Tafelfig. V entsprechend. Die dieser Schnittebene entnommene Fig. 63 zeigt Kardiateil (*c*) und Körper des Magens (*m*) durch einen Kanal in Verbindung; die Stelle entspricht der kaudalen Magenschleife. Von den Appendices (*ap*) sind nur noch die kaudalen Enden getroffen, die grösstenteils frei, ohne Zusammenhang mit dem Darme an dessen medialer Seite liegen; nur an einer Stelle rechts ist dieser Zusammenhang etwa in halber Höhe der Darmwand noch zu erkennen. An der ventralen Seite des Zwischendarms (*fd*) ist die ventrale Lippe der Pylorusklappe (*py*) nahe der Umschlagstelle der Schleimhaut am freien Rande angeschnitten.

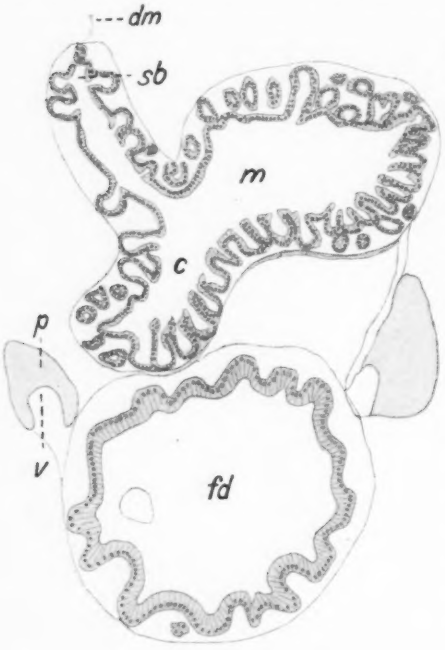


Fig. 64. Vergr. 90 ×.

Schon auf dem Querschnitt Fig. 58 ist der Kardiateil des Magens bei *sb* nach rechts dorsal ausgebuchtet; noch deutlicher zeigt sich diese Aussackung auf den folgenden beiden Schnitten Figg. 62 und 63, wo dieselbe gegen den Kardiaabschnitt nicht nur deutlich abgesetzt ist, sondern auch durch die verminderte Anzahl der Drüsenanschnitte auffällt.

Der Schnitt 64 geht durch die Führungslinie 7 der Tafelfig. V und damit durch die hintere Magenschleife, wo Kardia (*c*) und Magenkörper (*m*) ohne scharfe Grenze ineinander übergehen. Dem bisherigen Ursprung der Ausbuchtung *sb* entsprechend erhebt sich auch auf dem Querschnitt 64 diese etwas nach links (im Modell rechts) von der dorsalen Darmwand, welche der Kardiaregion angehört. Der Durchschnitt des Faltendarms (resp. Zwischendarms) zeigt hier in seinem ganzen Umfang ziemlich gleichmässige Faltungen, welche auf dem folgenden, durch die Führungslinie 8 gelegten Schnitt (Fig. 65, *fd*) an Zahl und Höhe vermindert sind. Der Magen ist in

dorsoventraler Richtung leicht S-förmig gekrümmt und seitlich abgeflacht. Aus diesen Schnitten und aus einem Vergleich mit dem Modell Tafelfigg. V und V a und dem ausgewachsenen Zustand (vgl. Tafelfigg. X, XI) ergibt sich, dass der dorsale Teil der Magenschleife (*sb*) die direkte Fortsetzung der Schwimmblasenanlage ist, welche über die ganze Kardiaregion hinweg in orokaudaler Richtung an Höhe abnimmt und bis an den kaudalen Magenpol reicht. Ein durch die Führungslinie 9 der Tafelfig. V gelegter Querschnitt (Fig. 65) trifft noch die Anschnitte einiger dem kaudalen Magenpol zugehöriger Drüsen (*m*) und von dem Zwischen- resp. Faltendarm eine Region unmittelbar vor Beginn des Spiraldarms. In allen Figuren von Schnitt 57

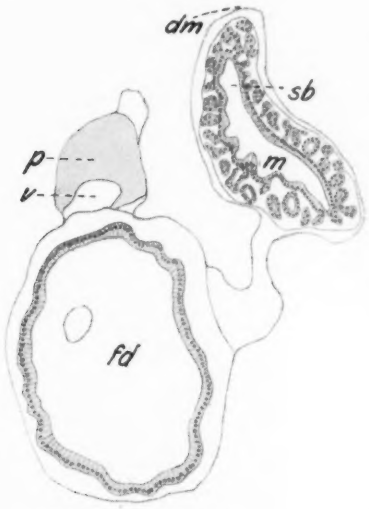


Fig. 65. Vergr. 90 ×.

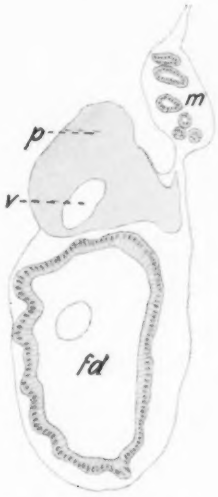


Fig. 66. Vergr. 90 ×.

an liegt das Pankreas links (im Modell rechts) dorsal resp. dorsolateral, wobei die rechte Darmvene (*v*) entweder vollkommen oder zum grössten Teil von der Drüsensubstanz umschlossen ist.

Mit dem oralen Teil des Zwischendarms stehen ausser den *Appendices pyloricæ* Leber und Pankreas in Verbindung. Die Genese dieser beiden Organe soll hier nur insoweit Berücksichtigung finden, als sie zu dieser Zeit unmittelbar in Konnex mit der Entwicklung des Darms steht. Insbesondere werde ich in einer speziellen Abhandlung an neuem Materiale Stellung nehmen zu den von KUPFFER[4] mitgeteilten Befunden über die Entstehung von Pankreas und Milz, welche in der Folge bei einem Knorpelganoiden (*Acipenser ruthenus*) von NICOLAS[6], bei einem Knochenganoiden (*Amia calva*) von PIPER[5] in widersprechendem Sinne nachgeprüft wurden.

Ich beginne mit der Beschreibung der Leber, welche in dem vorausgehenden Stadium IV (S. 68) als eine im wesentlichen keilförmige Bildung

beschrieben wurde, deren dorsale Fläche ventralwärts konkav eingebuchtet ist, während die ventrale durch eine von links vorn nach rechts hinten verlaufende Furche in ein kleineres linkes und ein grösseres rechtes Feld geteilt wird. Vergleicht man diesen Zustand mit der Leberform im Stadium V, wie dieselbe in der Ansicht von unten nach einem Modelle in Tafelfig. V c, von der rechten Seite in Tafelfig. V und auf Querschnitten in den Figg. 55 bis 57 abgebildet ist, so ergeben sich wesentliche Veränderungen ihrer Form und ihrer Lagebeziehung. Zunächst lassen die Figg. 55—57 erkennen, dass die dorsale Fläche der Leber (*l*) zu dieser Zeit eine Furche zeigt, welche in orokaudaler Richtung an Tiefe ab-, an Breite zunimmt. Die Mulde wird rechts und links von zwei Wülsten begrenzt, von denen der (in Fig. 55) rechte breiter, der linke schmäler, aber streckenweise höher ist. Kaudal nehmen die Wülste entsprechend der Tiefenabnahme der Furche an Höhe ab, vor allem der rechte, während der linke als rundlicher, in dorsoventraler Richtung abgeplatteter Strang (Tafelfig. V c, *p* und Tafelfig. V, *p*) auf der dorsalen Seite des Zwischendarms entlang zieht. In der Furche liegen der in orokaudaler Richtung im Durchmesser zunehmende Ösophagus (*oe*) und der vorderste Teil des Kardiaabschnittes des Magens eingelagert. Mit ihrer ventralen Fläche ruht die Leber in ihrer grössten Ausdehnung auf dem oralen Magenbogen und dem Pylorusteil und zeigt ein durch eine *Impressio gastrica* dementsprechend geformtes ventrales Relief. Nur im kaudalen Teil erfährt diese Lagebeziehung zwischen Leber und Magen eine Modifikation, indem sich hier zwischen diesen und die stark verkleinerte Leber die Darmvene (Fig. 57, *dv*) einschiebt, die weiter oral (Fig. 56, *dv*) bereits innerhalb des Lebergewebes gelegen ist. Das Relief der ventralen Leberfläche zeigt im wesentlichen zwei fast senkrecht aufeinander stehende flache Furchen, von denen die quere dem Querschenkel des oralen Magenbogens, die longitudinale dem anschliessenden Pylorusschenkel desselben entspricht. Oral biegt sich die Leber schnabelförmig ventralwärts (Tafelfig. V c, rechts), während auf der rechten Seite (in der Tafelfig. V c oben) die kolbenförmige Gallenblase (*vf*) liegt und, wie Fig. 55 (*vf*) zeigt, in einer tiefen Grube in der Leber eingebettet ist. Der Körper der Gallenblase geht in einen kurzen *Ductus cysticus* (Tafelfig. V c, *dc*) über; mit ihm vereinigt sich ein rechter (Tafelfig. V c, *dhd*) und ein linker (Tafelfig. V c, *dhs*) *Ductus hepaticus*, von denen der letztere, entsprechend dem grösseren Leberabschnitt, aus dem er kommt, der stärkere ist. Der aus diesen Gängen gebildete *Ductus choledochus* (Tafelfig. V c, *dch*) nimmt kaudal von dem rechten Lebergang einen zweiten, dünnen Gang (Tafelfig. V c, dp_1) auf, der von dem oralen Teil der Pankreasanlage kommt, die rechts lateral in der Höhe des *Ductus hepaticus dexter* beginnt und zunächst als ein schmaler Streifen ventral von der Leber und der die Leber durchsetzenden Darmvene liegt. Von hier nimmt das Pankreasgewebe kaudal an Masse zu, liegt in der der Führungslinie 3 ent-

sprechenden Querschnittsebene (Fig. 57, *p*) lateral links resp. rechts von der Leberanlage und bildet dabei zugleich mit der Leber den rechten Wall der den Ösophagus (Fig. 57, *oe*) aufnehmenden Mulde. Ohne eine Grenze zwischen Leber- und Pankreasgewebe makroskopisch zu zeigen zieht dann das Pankreas, wie oben bereits erwähnt, als rundlicher, in dorsoventraler Richtung abgeplatteter Strang auf dem Falten- resp. Zwischendarm entlang, verbreitert sich an seinem Ende etwas und läuft im oralen Teil des Spiraldarms spitz aus. Ein zweiter, dickerer Ausführungsgang kommt eine kurze Strecke hinter dem oben erwähnten dünneren (dp_1) von der ventralen Fläche des Pankreas (Tafelfig. V c, dp_2) von rechts aussen und zieht ventromedial und etwas kaudal verlaufend zur dorsalen Lippe (Tafelfig. V, dp_2) der Pylorusklappe, wo derselbe etwas hinter deren vorderer Kante in den Appendixdarm von oben und etwas rechts von der Medianebene mündet (Tafelfig. V bei dp_2). Es bestehen demnach in diesem Stadium tatsächlich zwei Ausführungsgänge des Pankreas, von denen der vordere mit dem oralen, der hintere mit dem kaudalen Pankreasabschnitt in Verbindung steht. Ich werde an Hand neuer mir zur Verfügung stehender Serien in einer speziellen Arbeit über die Genese des Pankreas und der Milz berichten und, wie oben erwähnt, Stellung nehmen zu der durch die Untersuchungen von KUPFFER[4] und NICOLAS[6] geschaffenen Kontroverse. Die oben mitgeteilten Befunde über die Ausführungsgänge des Pankreas und deren Beziehungen zu dem oralen und kaudalen Pankreasabschnitt sind demgemäss nur von rein deskriptiven Gesichtspunkten gegeben, ohne in irgendeiner Weise für die frühe Genese und das spätere Verhalten bei älteren Stadien etwas zu präjudizieren.

So wie ich das aus Leber und Pankreas kommende Kanalsystem eben beschrieben habe, findet es sich nicht immer; während der kaudale Pankreasgang keine oder nur unwesentliche Abweichungen von dem geschilderten Verhalten aufweist, variiert der orale in mannigfacher Weise. Ich fand ihn an den verschiedensten Stellen bis nahe an der Einmündung mit dem *Ductus choledochus* ebenso wie mit dem kaudalen Pankreasgang in Verbindung treten oder überhaupt fehlend.

Der *Ductus choledochus* mündet in diesem Stadium zwischen dem kaudalen Ende des Pylorus und der dorsalen Lippe der Pylorusklappe von unten und etwas medial in die untere Wand dieser Lippe ein. Er biegt zu diesem Behufe von der Unterseite der Leber im Bogen ventral- und etwas kaudalwärts ab, so dass sein Verlauf von der Seite gesehen, wie ihn die Tafelfig. V (*ch*) zeigt, einen flachgeschwungenen Bogen bildet.

Vergleicht man die Mündung des Leberganges in diesem mit dem in früheren Stadien beschriebenen Zustand, so ergibt sich ein vollkommen verändertes Bild sowohl in bezug auf die Mündung selbst als auch auf die bereits beschriebene Lagebeziehung der Leber zum Magen resp. oralen Magenbogen. Durch das S. 94 ff. beschriebene Auswachsen des sogenannten

VOL. 11 1930

Verbindungsstückes zum oralen Magenbogen kommt die Leberanlage während der Entwicklungsperiode zwischen Stadium IV und V in dem Raum zwischen dieses und den Ösophagus zu liegen, indem der orale Magenbogen sich an der Ventralseite der Leberanlage in kaudaloraler Richtung vorschiebt. Der Lebergang behält während dieses ganzen Vorganges seine Lage an der Einmündungsstelle in den Appendixdarm resp. den oralen Anschnitt des Zwischendarms bei, d. h. er mündet von vorn in die Wand des Appendixdarms ein. Es tritt nur insofern eine Verschiebung der Mündungsstelle ein, als diese von Stadium IV ab durch das den Pylorus von allen Seiten kragenförmig umwachsende orale Ende des Zwischendarms und die dadurch gebildete dorsale Lippe überwachsen wird, so dass sie schliesslich, wie oben beschrieben, an die Unterseite der dorsalen Lippe zu liegen kommt und der Lebergang von unten in diese einmündet. Hierbei kommt es auch zu einer geringgradigen Verschiebung der Einmündung in frontaler Richtung um wenige Grade, die durch eine wirkliche Darmdrehung in sehr beschränktem Masse oder durch eine Zugwirkung von Seiten der Leber bedingt sein kann. Der bei seinem ersten Auftreten ventral von der Darmanlage angelegte Lebergang bleibt an seinem ursprünglichen Entstehungsorte; er hat keine wesentliche Ortsveränderung durch aktive oder passive Verschiebung erfahren: verändert hat sich nur der im Bereiche der Leberanlage und des Leberganges gelegene Darmabschnitt. Es besteht demnach auch kein ursächlicher Zusammenhang zwischen jener charakteristischen, spiralig gedrehten Faltenbildung im oralen Teil des Zwischendarms, welche S. 59, 71, 97 u. a. O. beschrieben wurde, und der Mündungsstelle des Leberganges; ihre Bedeutung ist eine rein lokale: sie liegt in einem Darmabschnitt, wo in der Folge die Dünndarmschleife zur Entwicklung kommt. Wesentlich verschieden von den bei Acipenser beobachteten Vorgängen sind jene bei *Amia calva*, wo nach den Angaben PIPERS[8] der Lebergang eine Verschiebung um 180° von der ventralen auf die dorsale Seite des Darms erfährt, welche durch die Achsendrehung des Duodenums um 180° zustande kommt. Die Entwicklung dieses Knochenganoiden zeigt aber in bezug auf Darm und Leber so abweichende Vorgänge von jener bei Acipenser infolge der verschiedenen Dotterverhältnisse, dass es, worauf auch PIPER[8] hinweist, unmöglich ist, die beiden Formen in dieser Hinsicht nach gemeinsamen Gesichtspunkten zu vergleichen.

Der an den Zwischendarm anschliessende Spiraldarm dreht sich im Sinne einer von links nach rechts gewundenen Schraube. Die Anzahl der Windungen beträgt bei diesem Embryo 5, hat also gegen den vorausgehend beschriebenen Embryo um 1½ Touren weniger. Diese trotz des höheren Alters verminderte Zahl findet ihre Erklärung einerseits in der auch bei erwachsenen Tieren derselben Spezies zu beobachtende Variabilität der Windungszahl, andererseits in den bekannten Schwankungen des Entwicklungsgrades der Organe während der Ontogenese. Bei einem Vergleich dieses Spiral-

darms mit dem jüngerer Stadien ergibt sich, dass auch hier die oralwärts gelegenen Windungen mehr in die Länge gezogen, also höher sind als die kaudalen, und zwar ist es gerade der am weitesten rostral gelegene Teil der ersten Spiraltour, der sich langausgezogen und an Höhe allmählich abnehmend gegen den Zwischendarm verliert.

Ich[19, 30, 87] habe auf diese Verschiedenheit der Länge der Windungen bereits bei Beschreibung der Entwicklung des Darmkanals von Ceratodus, ferner bei fossilen stegocephalen Amphibien und bei fossilen Fischen hingewiesen; sie findet sich in gleicher Weise auch bei Selachiern, wo z. B. RÜCKERT[10] bei Pristiurusembryonen sowohl bei früheren Entwicklungsstadien als auch im fast ausgebildeten Zustande die Spirale in oraler Richtung lang ausgezogen beschreibt. Es ist das ein Verhalten, das sich in gleicher Weise auch bei erwachsenen Scyllien und anderen Selachiern findet und ausser bei Ceratodus auch bei *Lepidosiren parad.* und *Protopterus annectens* besteht.

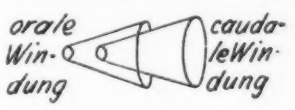


Fig. 67.

Betrachtet man das Verhalten der einzelnen Windungen resp. die Begrenzung der in Tafelfig. V abgebildeten Spiralfurche, so fällt beim Vergleiche mit dem vorausgehenden Stadium IV eine charakteristische Umformung auf. Während im Stadium V die einander zugekehrten Begrenzungsflächen der Spiralfurche im oralen Abschnitt so geformt sind, dass die oral sehende konische Fläche von der kaudal gerichteten konkaven Fläche umgriffen wird oder mit andern Worten der kaudale Teil der Windung in den oralen hineingedreht ist (Fig. 67), kehrt sich dieses Verhältnis im kaudalen Windungsabschnitt um: hier schiebt sich die orale Begrenzungsfläche der Windung kaudal konvex oder konisch in die oral konkave kaudale ein, so dass letztere die erstere überlappt oder die vorderen Windungswandungen in die hinteren eingestülpt sind. Diese Einstülpung in verschiedener Richtung hat zur Folge, dass in dem Modell V die Windungsfurche im vorderen Abschnitt kaudalwärts klafft, während die hinteren Windungen oralwärts offen sind. Diese charakteristische Anordnung der Windungen besteht auch im vorausgehenden Stadium, aber in umgekehrter Weise, und wird auch bei anderen Embryonen variabel gefunden. Es ist demnach der Schluss berechtigt, dass in der Stellung der Spiralfaltenwandungen keine gesetzmässigen Anordnungen bestehen, sondern Zufälligkeiten, welche ihre Erklärung in genetischen Momenten, in Artefakten oder funktionellen Zuständen finden. In dieser Hinsicht sind die Angaben von MAYER[31] von Interesse, welcher die von PARKER[32] mitgeteilten Befunde starker individueller Schwankungen der Schleimhautoberfläche des Spiraldarms bei ein und derselben Selachierspezies einer kritischen Prüfung unterzog. Es ergab sich hierbei, dass bei Selachiern, z. B. bei *Raja asterias* und *clavata*, die Spitzen der den Spiraldarm bildenden Hohlkegel nach Ausspülung der halbflüssigen Nahrung mit Chromsäure nach

VOL. 11 1930

vorn gekehrt waren; setzte dagegen ein voluminöserer Darminhalt der Waschflüssigkeit stärkeren Widerstand entgegen, so zeigten sich die Kegel nach hinten gestülpt. Da sich auch auf andere Weise, z. B. durch Einführung eines Glasstabes, eine Umstülpung der Klappenkegel erzielen lässt, so ist an der Möglichkeit nicht zu zweifeln, dass auch unter physiologischen Verhältnissen bei der Verdauung eine Verlagerung hervorgerufen werden kann. Damit wäre auch eine Erklärung für die Befunde von MARSHALL und HURST[33] gegeben, welche die Spitzen der Kegel gewöhnlich nach vorn, manchmal aber auch nach hinten gerichtet fanden. Ich gebe die Möglichkeit zu, dass die oben beschriebene, verschiedene Orientierung der Spiralklappe von Acipenser durch analoge mechanische Einflüsse bedingt sein kann, zumal gerade der Darmkanal der jungen, erst kurze Zeit ausgeschlüpften Larven strotzend mit Nahrung gefüllt ist.

Um dieses mechanische Moment zu prüfen, habe ich bei einem 45 cm langen Stör, dessen Darmentwicklung als abgeschlossen gelten kann, den Spiraldarm durch einen Fensterschnitt geöffnet. Der Darm weist im ganzen 5¾ Windungen auf, die von links nach rechts gedreht im oralen Bezirk langausgezogen, im kaudalen eng gedreht sind. Die beiden oralen Touren sind so gestellt, dass sie sich kaudal öffnen, also ein Bild geben, wie es im oben gezeichneten Schema (Fig. 67) erscheint, nur mit dem Unterschiede, dass die Windungen weiter auseinandergezogen sind, so dass sie sich nicht überlappen. Die folgenden 3¾ Spiraltouren sind umgekehrt orientiert, d. h. die oralen sind in die kaudalen hineingesteckt. Ein Versuch, die beiden oralen Spiralen in der Weise wie die kaudalen durch Umstülpen einzustellen, erwies sich als unmöglich, ohne die seitliche Anheftung der Spirale am Darm loszureissen und den axialen Teil derselben in unnatürlicher Weise zu verlagern. Wohl liessen sich aber die kaudalen Windungen durch stärkeren Zug an der Achse der Spirale so umkrempeln, dass nunmehr im Gegensatz zu der oben beschriebenen Anordnung die kaudalen Touren in die oralen hineingesteckt erschienen. Auf Grund dieses, die Angaben von MAYER[31] im wesentlichen bestätigenden Experimentes möchte ich annehmen, dass die verschiedene Stellung der Klappen beim Stör nicht auf ontogenetischer Grundlage zu erklären ist, sondern eine Umstellung der Touren durch rein mechanische, zufällige äussere Einflüsse, wie das MAYER[31] annimmt, erfolgt. Demnach erscheint auch die Stellung der Klappen an kein gesetzmässiges, morphologisches Verhalten gebunden, das berechtigen würde, darauf fussend verschiedene Typen der Spiralklappen aufzustellen, wie das durch PARKER[32] geschah: Einem solchen Versuch widerspricht vor allem auch der Umstand, dass solche Variationen der Klappenstellung nicht nur bei einer Art, sondern auch bei derselben Spezies individuell variieren.

Ich beschreibe im folgenden eine Reihe von Querschnitten des Spiraldarms, entsprechend den in die Tafelfig. V eingetragenen Führungslinien

10—23. Die Textfiguren sind auch hier, wie alle übrigen, so orientiert, dass die Querschnitte von vorn gesehen wiedergegeben sind.

Die Schnitte würden, für sich allein betrachtet, durch die Ineinanderschiebung der Windungen ein so kompliziertes Bild geben, dass ohne die körperliche Wiedergabe des spiraligen Epithelrohres im Modell nur schwer eine klare Vorstellung des Darms erzielt werden könnte.

Ich schicke der Beschreibung voraus, dass der Darm des in Sublimateisessig fixierten Embryos Schrumpfungen zeigt, welche, im Spiraldarmgebiet weniger stark, in allen Richtungen in gleicher Weise wirkten und die Gesamt-

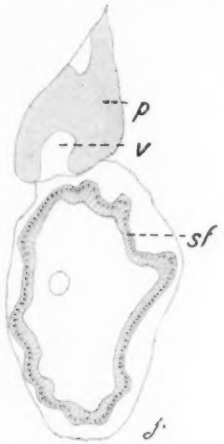


Fig. 68. Vergr. 90 ×.

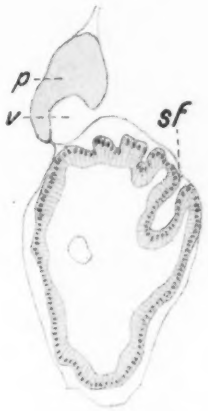


Fig. 69. Vergr. 90 ×.

form, wie die Kontrolle an gleichaltrigen Stadien zeigt, zwar verkleinert, aber in ihren Umrissen richtig wiedergeben.

Der vorderste Querschnitt dieser Reihe (Fig. 68) fällt bereits in den oralen Bereich der lang auslaufenden oralen Spiralfurche. Er zeigt die Darmwand aus einschichtigem Zylinderepithel gebildet, die sich nach aussen in niedrigen Falten erhebt. Dorsal vom Darm liegt das Pankreas angeschnitten, im rechten oberen Quadranten senkt sich die Wand in Form einer flachen Einbuchtung (*sf*) ein. Diese Einsenkung wird oral immer seichter und verstreicht schliesslich in der Querschnittsebene der Fig. 66 vollkommen: diese Einbuchtung (*sf*) entspricht der auf der linken Seite des Modelles verlaufenden Spiralfurche. Der Aussenwand der epithelialen Darmwand liegt spärliches, lockeres Bindegewebe auf, das von zahlreichen längs und zirkulär verlaufenden Gefässen durchsetzt ist. In dem Bereich der Spiralfurche ist dieses Bindegewebe (in den Querschnitten nicht eingezeichnet) in grösserer Masse angehäuft. Eine kurze Strecke weiter kaudal wiederholt sich im wesentlichen das beschriebene Bild (Fig. 69), nur die vordem flache Furche (*sf*) ist jetzt tiefer und enger geworden und etwas ventral gerückt. Es beginnt

VOL. 11 1930

damit die Spiralfalte ihre Wanderung von der dorsolateralen nach der ventralen Seite, die sie in der Schnittebene 12 (Fig. 70, *sf*) erreicht; zugleich wird die Spiralfurche durch eine in orokaudaler Richtung fortschreitende Einrollung immer komplizierter, so dass man, wie das bereits oben (S. 107) hervorgehoben wurde, aus Querschnittsserien allein nur schwer eine Vorstellung von dem tatsächlichen Verlauf des Epithelrohres gewinnen kann.

In der Schnittebene 12 (Fig. 70), die das kaudale Ende der Pankreasanlage (*p*) trifft, hat der aus einschichtigem Zylinderepithel gebildete Spiraldarm die Form einer ventralwärts offenen Schleife, deren Schenkel dorsal im spitzen Winkel abgeknickt sind. Von den beiden Schenkeln ist der linke schmäler als der rechte, der namentlich ventral keulenförmig verbreitert ist.

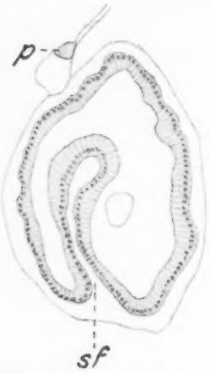


Fig. 70. Vergr. 90 ×.

Fig. 71. Vergr. 90 ×.

Fig. 72. Vergr. 90 ×.

Schon 7 Schnitte weiter kaudal (Fig. 71) hat sich dieses Bild umgekehrt: die Schleifenform des Spiraldarms besteht noch, die Knickung der beiden Schenkel liegt aber ventral, so dass die freien Enden nach oben sehen, die Schleife somit nach oben offen ist. Das Dickenverhältnis der beiden Schenkel ist noch dasselbe wie im vorhergehenden Schnitte, nur mit dem Unterschiede, dass jetzt der linke der dickere, der rechte der schmälere ist. Das Verhältnis der beiden Schenkel zueinander hat sich aber auch insofern geändert, als der rechte schmale Schenkel sich mit seinem freien oberen Ende weiter medianwärts geschoben hat, so dass er den linken zu umgreifen beginnt. Dieses stärkere Auswachsen des einen Schenkels führt zu einer Vertiefung des zwischen den beiden Schenkeln gelegenen Spaltes, beides Faktoren, durch welche die stärkere Drehung des Spiraldarms in dieser Region zum Ausdruck kommt, der in der relativ kurzen Strecke zwischen Querebene 12 und 13 eine Drehung von 180° ausführt. Dieser Prozess der fortschreitenden Einrollung des Spiraldarms hat im folgenden Querschnitt (Fig 72) eine weitere Steigerung erfahren: hier ist der dünnere rechte Schenkel des Epithelrohres um den kolbenförmigen linken wie der gekrümmte Stiel einer Retorte weit nach links

herumgeschlagen, so dass dieser von dem rechten Schenkel fast zu zwei Dritteln umfasst wird. Der zwischen den beiden Schenkeln eingeschlossene Spalt hat sich infolgedessen noch mehr vertieft und ist von lockerem Bindegewebe (in Fig. 72 und den übrigen Figuren nicht eingezeichnet) ausgefüllt; der Spalt öffnet sich im Querschnittsbilde nach links und die Spirale hat infolgedessen zwischen Schnittebene 13 und 14 (auf einer Länge von 19 Schnitten von je 15 μ Dicke) eine weitere Drehung von links nach rechts um 360° ausgeführt. Ähnliche Verhältnisse wie Querschnitt 72 zeigt auch der 12 Schnitte (von je 15 μ Dicke) weiter kaudal gelegene Schnitt Fig. 73.

Der linke, dicke Schenkel hat sich hier im Querdurchmesser verbreitert; er wird von dem rechten nicht mehr so weit wie auf dem vorhergehenden

Fig. 73. Vergr. 90 ×.

Fig. 74. Vergr. 90 ×.

Fig. 75. Vergr. 90 ×.

Schnitt umfasst, so dass die Öffnung des zwischen beiden Schenkeln gelegenen Spaltes mehr auf die dorsale Seite des Darms verlagert ist, wodurch auch die in dieser Strecke verhältnismässig geringe Drehung zum Ausdruck kommt. Ein wesentlich anderes Bild zeigt der folgende Querschnitt (Fig. 74). Die beiden, die Darmspirale bildenden Schenkel zeigen gleichgrosse Unterschiede in bezug auf ihre Dicke wie auf den vorausgehenden Schnitten; die sie trennende Furche schneidet von links auf etwa drei Fünftel der Dicke des Darms ein. Die Drehung, welche die Spirale von der Schnittebene 15 bis hierher ausgeführt hat, beträgt zirka 270°, ist also im Vergleich mit den vorausgehenden Windungen annähernd gleich stark. In der in Fig. 75 abgebildeten Schnittebene der Führungslinie 17 (Tafelfig. V) ist ebenso eine wesentliche Dickendifferenz der beiden Schenkel zu beobachten: der dorsale hat bedeutend in allen Durchmessern abgenommen und überlagert den ventralen in seiner ganzen Länge. Ein schmaler Spalt trennt die beiden Schenkel auf zwei Dritteln ihrer Ausdehnung und öffnet sich im linken unteren Quadranten. Der Spiraldarm hat von Schnitthöhe 16 bis hierher eine Drehung von nur wenigen Graden ausgeführt und diese überschreitet auch bis zur Ebene

VOL. 11 1930

der Fig. 76 (Führungslinie 18) 90° nicht. Auch in dieser Schnitthöhe hat der Darm die Form einer Rinne, die von zwei ungleich dicken Schenkeln gebildet wird, einem dickeren, nach oben rechts, und einem dünneren, nach unten links gerichteten, zwischen die eine Furche auf einem Drittel des Querdurchmessers des Darms einschneidet. Bis zum nächsten in Fig. 77 wiedergegebenen Querschnitt hat die Darmspirale auf relativ kurzem Weg eine weitere Rechtsdrehung um 270° gemacht, die beiden Schenkel des Darmrohres sind fast gleich dick und der von ihnen eingeschlossene Spalt öffnet sich nach links lateral. Von hier ab folgen sich die letzten Touren eng ineinandergeschachtelt, sind also kürzer, d. h. weniger hoch als die oralen. Diese Anordnung tritt auf dem nächsten, in Fig. 78 abgebildeten Schnitt dadurch in Erscheinung, dass ausser den beiden, die Spiralfurche bildenden Schenkeln

Fig. 76. Vergr. 90 ×.

Fig. 77. Vergr. 90 ×.

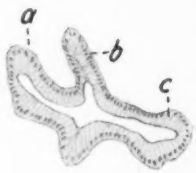


Fig. 78. Vergr. 90 ×.

a und *b* noch ein dritter, nach unten rechts gerichteter (*c*) zu sehen ist, der als ventraler Teil der vorausgehenden Windung auch noch in diese Schnittebene fällt. Die zwischen den Schenkeln *a* und *b* gelegene seichte Furche vertieft sich fortwährend in kaudaler Richtung und erreicht auf dem die letzte Windung treffenden Querschnitt Fig. 79 fast das Doppelte der dortigen Ausdehnung, so dass natürlich auch die beiden den Spalt einschliessenden Schenkel bedeutend länger sind. Bis zu der in Fig. 79 resp. 80 abgebildeten Schnittebene hat die ganze Darmspirale 5 Windungen ausgeführt und damit die in diesem Stadium maximale Tourenzahl erreicht. Der in Fig. 80 (entsprechend der Führungslinie 22, Tafelfig. V) abgebildete Schnitt trifft ventral gerade noch den kaudalen Abschnitt der letzten Windung (*sf*); von hier nimmt der Darm die Form eines hohen aber schmalen Rohres an, dessen Wandung in zahlreiche Falten gelegt ist (Fig. 81); dabei stellt sich das anfangs schräg gestellte Darmrohr kaudalwärts immer mehr in die Mediane ein, so dass der Darm vom Ende des Spiraldarms bis zur Schnittebene der Fig. 81 in seiner Gänze eine weitere Rechtsdrehung von ungefähr 45° erfährt. Von hier ab nehme ich den Beginn des Enddarms an, der bis zu seinem Ende etwas hinter der Schnittebene 24 (Fig. 82) durch hauptsächlich längs verlaufende Falten charakterisiert ist, die, vorn in der Zahl von 8—9 vorhanden, kaudal auf 4—5 reduziert sind und gegen das Darmende zu allmählich verstreichen. Ich

hebe hervor, dass die ventrale dieser Falten sich direkt in die Spiralfalte fortsetzt, während die übrigen oral allmählich an Höhe abnehmen und sich verlieren.

Vergleicht man den Entwicklungszustand des Spiraldarms von Stadium V mit dem älterer Embryonen (das älteste Larvenstadium, welches ich vom Stör besitze, zählt etwa 2 Monate nach der Befruchtung), so kann die Ausbildung desselben in der Hauptsache als abgeschlossen betrachtet werden. Die einzige noch in Erscheinung tretende Veränderung, wenn ich von der Histogenese absehe, ist ein stärkeres Auswachsen der Windungen in der Transversale. also eine Einrollung, so dass Bilder entstehen, wie sie RÜCKERT[10] bei dem ältesten von ihm beschriebenen *Pristiurus*-Embryo in Fig. 18 abbildet, wo auf dem Querschnitt etwas mehr als zwei ganze Touren getroffen sind. Dass

VOL. 11 1930

Fig. 79.
Vergr. 90 ×.

Fig. 80.
Vergr. 90 ×.

Fig. 81.
Vergr. 90 ×.

Fig. 82.
Vergr. 90 ×.

in dem oben beschriebenen Stadium V die Zahl der Windungen im Vergleich mit anderen jüngeren und älteren Embryonen und dem ausgewachsenen Tier nur 5 Touren anstatt 6½ beträgt, kann nicht als der Ausdruck einer noch nicht abgeschlossenen Entwicklung, sondern nur als eine Variante zu betrachten sein, wie sie in der Zahl der Windungen auch bei anderen Formen am Spiraldarm angetroffen wird.

Auch in bezug auf die übrigen Abschnitte ist der Mitteldarm des Stadiums V, abgesehen von dem noch nicht abgeschlossenen allgemeinen Grössenwachstum und einem zwischen Pylorus und Spiraldarm, also im Bereiche des Zwischendarms gelegenen Teil, der die Mitteldarmschleife bildet, vollkommen ausgebildet. Ich gebe in Tafelfig. XII das Bild des Darmsitus eines erwachsenen Störs von der Ventralseite gesehen. Man sieht dort hinter dem Pylorus (*py*) die zu einem Paket vereinigten *Appendices pyloricæ* (*ap*), welche durch einen kragenförmig verengten Stiel in den Zwischendarm einmünden. Von dieser Stelle zieht der Zwischendarm mit einem langen, gleichmässig dicken Schenkel durch zwei Drittel der ganzen Länge der Bauchhöhle absteigend (Tafelfig. XII, *Z*) etwas links von der Medianebene beginnend nach rechts. Hier knickt er scharf ab und wendet sich rückläufig mit einem etwas kürzeren aufsteigenden Schenkel, der dem absteigenden (in der Tafelfig. XII links) dicht anliegt, oralwärts. In

der Höhe des unteren Endes des ersten Drittels des absteigenden Schenkels biegt der aufsteigende Schenkel (Tafelfig. XII bei *mi*) wieder scharf um und zieht dann links von der Medianebene zum After. Die Strecke von der Marke *mi* bis zu *an* (Tafelfig. XII) bildet also einen zweiten absteigenden Schenkel, der noch einen kleinen Teil des Zwischendarms, daran anschliessend den Spiraldarm und den Enddarm umfasst. Von aussen betrachtet lassen sich für diese einzelnen Darmabschnitte keine Grenzen feststellen, zumal der sonst dickere Spiraldarm an diesem Objekte leer und stark kontrahiert war. Eröffnet zeigte die sehr dünne Wand des Zwischendarms unmittelbar kaudal von der Knickung bei *mi* einen ringförmig verdickten Wulst, eine Art Klappe bildend, welche, durch eine Verstärkung der Ringmuskulatur an dieser Stelle bedingt, wie die Pylorusklappe in den Anfang des Spiraldarms vorspringt und bereits von MECKEL[28], I. MÜLLER u. a. erwähnt wird. An diesen Ringwulst anschliessend beginnt der Spiraldarm, der bis an die mit *ed* (Tafelfig. XII) bezeichnete Stelle reicht, wo er in den Enddarm (Tafelfig. XII, *ed*) übergeht, dessen Mukosa mehrere longitudinal verlaufende Falten aufweist.

Über die Genese der Mittel- resp. Zwischendarmschleife, welche in Tafelfig. XII (*mds*) von einem vollkommen entwickelten *Acipenser sturio* in situ wiedergegeben ist, berichte ich im folgenden an Hand von Abbildungen von drei verschiedenen Stadien vom Sterlet. Ich habe oben (S. 59, 71 und 97) auf eine charakteristische Faltenbildung hingewiesen, welche im vorderen Zwischendarmgebiet, schon im Stadium III angedeutet, deutlich im Stadium IV und V in Erscheinung tritt und im dorsalen und ventrolateralen Darmgebiet von rechts nach links verlaufende kurze Spiraltouren aufweist. Bei Beschreibung der Verlagerung der Leber-Pankreasmündung (S. 103) habe ich hervorgehoben, dass zwischen diesem Vorgang und den kurzen Spiralfalten kein ursächlicher Zusammenhang besteht, vor allem deshalb nicht, weil eine wirkliche Verlagerung dieser Mündung durch Torsion des Darms nicht erfolgt. Das ergibt sich vor allem auch aus dem zeitlichen Auftreten der Falten, die bereits im Stadium III zu erkennen sind, während die dorsale Einstellung der Leber-Pankreasmündung in den Zwischendarm erst später erfolgt. Dieses zeitlich verschiedene Auftreten ist es nun auch, welches, abgesehen von der relativ geringen Torsion der Zwischendarmfalten, gegen irgendeine Korrelation zwischen diesen und der Spiraldarmdrehung spricht. Die Spiraldarmfalte ist bei Acipenser relativ früh, im wesentlichen bereits im Stadium II, nahezu vollkommen entwickelt, also zu einer Zeit, wo Zwischendarmfalten noch nicht existieren. Ich betrachte diese kurzen Spiralfalten des Zwischendarms, wie oben schon hervorgehoben, wenn sie überhaupt der Ausdruck eines bedeutungsvolleren morphogenetischen Vorganges sind, als Bildungen *sui generis*, welche mit der Genese der Zwischendarmschleife in Beziehung stehen können: und tatsächlich finden sich diese Falten

in jenem Gebiet, wo sich in der Folge diese Schlinge entwickelt. Es ist die Annahme berechtigt, dass durch die Krümmung dieser Falten das zu dieser Zeit einsetzende Längenwachstum des als Faltendarm bezeichneten Teils des Mitteldarms zum Ausdruck kommt, der Appendix- mit Spiraldarm in frühen Stadien in gerader Richtung verbindet. Zwischen diesen beiden Darmabschnitten in seinem Längenwachstum behindert, wird der Faltendarm dieses Wachstumshindernis nur durch Ausweichen nach der Seite, also durch Schlingenbildung, womit eine Torsion um die Längsachse verbunden ist, überwinden können. Durch die Torsion des Darms erklärt sich möglicherweise der schiefe

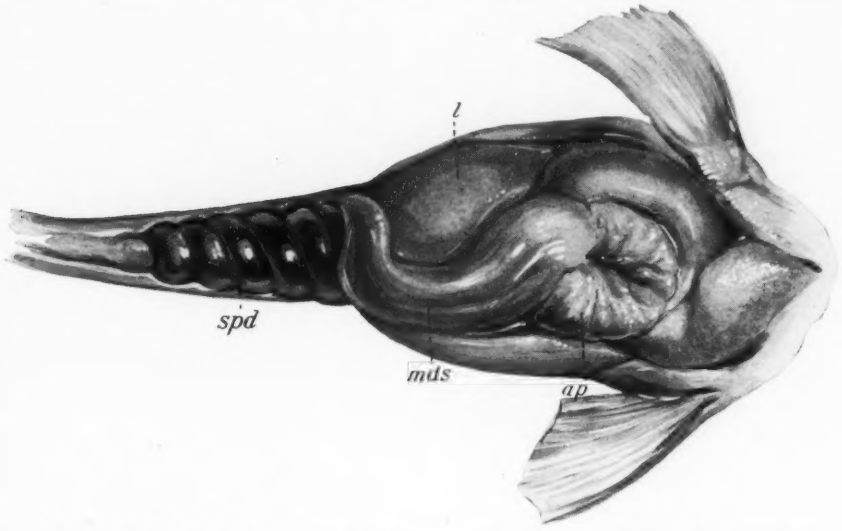


Fig. 83. Darmsitus von *Acipenser ruthenus* 1 300 Stunden nach dem Ausschlüpfen. Vergr. 8 ×.

Verlauf der Längsfalten, die zugleich mit dem Beginn der Schleifenbildung ihren Abschluss findet. Ich habe in Fig. 83 ein frühes Stadium der beginnenden Darmschleifenbildung von *Acipenser ruthenus* abgebildet. Es handelt sich hierbei um eine fast 2 Monate alte Larve, welche die nach links ausladende Mitteldarmschleife (*mds*) in ihrem frühesten Auftreten zeigt. Sie liegt zwischen Appendix- und Spiraldarm und ist in ihrem kaudalen verjüngten Teil stärker gekrümmt als im oralen. In ihre Konkavität ist der hintere Leberlappen eingelagert.

Bei einem etwa 1 Woche älteren Stadium vom Sterlet, dessen Bauchsitus ebenfalls von der Ventralseite gesehen in der Fig. 84 wiedergegeben ist, hat sich die Mitteldarmschleife weiter kaudal verschoben, wodurch der Knickungswinkel dieses kaudalen Teiles kleiner geworden ist, so dass die ihn bildenden Schenkel sich nunmehr fast berühren. Infolge dieser kaudalen Verschiebung deckt die nach links gerichtete Schleife den oralen Teil des Spiraldarms auf

der Ventralseite teilweise ab. Die Leber (*l*) reicht jetzt nicht mehr bis an den kaudalen Schenkel der Schleife heran, sondern liegt der rechten Seite des oralen Schenkels nur eine kurze Strecke an; von da ab zieht ein dunkelfarbiger Strang, die Milz (*mi*), bis an den oralen Pol des Spiraldarms (*spd*). Auf der linken Seite begleitet den oralen Schenkel bis an die Knickung der beiden Schenkel das Pankreas (*p*) als schmaler Streifen.

Das nächste Bild (Fig. 85) zeigt den Bauchsitus einer etwa 2½ Monate alten Larve von *Acipenser ruthenus* ebenfalls auf der Ventralseite geöffnet und damit einen Zustand, wie er annähernd in gleicher Weise beim erwachsenen Tier gefunden wird. Die Mitteldarmschleife ist noch weiter kaudal ausgewachsen und reicht bis über die Mitte des Spiraldarms hinaus, den sie,

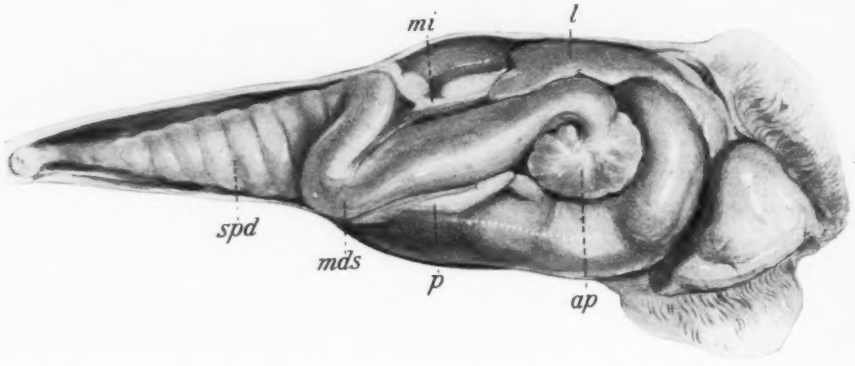


Fig. 84. Darmsitus von *Acipenser ruthenus* zirka 1 500 Stunden nach dem Ausschlüpfen. Vergr. 8×.

wie in früheren Stadien, auf der linken Seite zum Teil abdeckt. Die beiden Schenkel der Schleife liegen nunmehr dicht aneinander; ihre nach rechts gerichtete Basis füllt die Leber (*l*) aus, während der linken Seite des oralen Schenkels der Appendixdarm dicht anliegt. Im wesentlichen unterscheidet sich der Situs des Mitteldarms dieses Stadiums von dem eines erwachsenen Acipenser dadurch, dass die Mitteldarmschleife bei letzterem noch weiter kaudal als bei jenem reicht.

Ausserdem zeigt das Situsbild des erwachsenen Störs (Tafelfig. XII) an der oralen Knickungsstelle des Mitteldarms bei *mi* einen verdickten Strang (*mi*) nach vorn ziehend, der durch ein Mesenterium mit dem absteigenden Schenkel der Mitteldarmschleife in Verbindung steht. Dieser Strang umfasst ausser einer grossen Vene lockeres Gewebe, welches bei mikroskopischer Untersuchung zahlreiche lymphoide Zellen mit eingelagerten Pigmentkörnchen zeigt. Ich deute diesen Strang als Milz, der, oral von dem linken Leberlappen (Tafelfig. X, *ll*) bedeckt, nahe der Einmündung der *Appendices pyloricæ* (*ap*) endet. Die Leber (Tafelfigg. X, XI und XII, *l*) umgreift den oralen Magenbogen (bei *py*) und liegt dem Pylorus und dem anschliessenden Teil des

Zwischendarms ein kurzes Stück rechts an. Man sieht in den Situsfiguren (Tafelfigg. X und XII) den oralen Magenbogen (*py*) nach rechts umbiegen und bei *mg* in den kaudalen Magenbogen übergehen, wobei das Verbindungsstück zwischen den beiden Bögen auf der medialen Seite zum Teil durch die *Appendices pyloricæ* (*ap*) bedeckt wird. In der Nische zwischen kaudaler Magenschleife, *Appendices pyloricæ* und oralem Teil des absteigenden Zwischendarms kommt ein Stück des Pankreas zum Vorschein (Tafelfigg. XI und XII, *p*). Die den eventrierten Darmkanal eines 45 cm langen Störs wie-

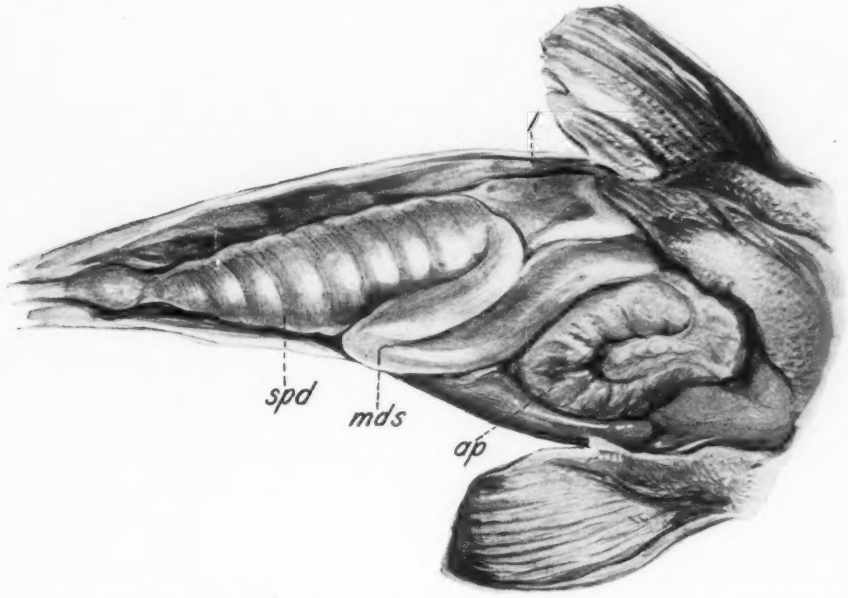


Fig. 85. Darmsitus von *Acipenser ruthenus* 2—2½ Monate nach dem Ausschlüpfen. Vergr. 8×.

dergebenden Tafelfigg. X und XI lassen auch die Schwimmblase und ihre Beziehungen zum Darm und Magen, erkennen. Der in der Dorsalansicht (Tafelfig. XI) wiedergegebene Situs zeigt den in eine spindelförmige Erweiterung übergehenden Ösophagus (*oe*); von dieser Erweiterung, welche bereits dem Kardiateil des Magens angehört, geht eine durchscheinende, dünne Gewebsplatte (*dp*) aus, welche, aus zwei Blättern bestehend, einen Gang bildet, der den Kardiateil mit einem spindelförmigen Sack (*sb*) verbindet. Diese medial etwas ausgeweitete Blase ist die Schwimmblase; sie liegt bei dem in Tafelfig. XI gegebenen Situspräparate in der dorsalen und oralen Region der Bauchhöhle, allseits von Peritoneum umzogen und wird durch dieses dorsal in der Leibeshöhle befestigt. Der die Schwimmblase (*sb*) mit dem Kardiaabschnitt des Magens verbindende Gang, der *Ductus pneumaticus* (*dp*), mündet mit einer schlitzförmigen Öffnung dorsal und, soweit das aus

seinen natürlichen Verbindungen gelöste Präparat erschliessen lässt, etwas nach links von der Medianebene in den Magen. Vermittelnde Zwischenstadien zwischen dem eben geschilderten Zustand der Schwimmblase und den einschlägigen Verhältnissen des ältesten beschriebenen Embryonalstadiums, wie sie z. B. auch in den Abbildungen A—C der Fig. 11 von BALLANTYNE[35] gegeben wurden, lassen die in der Zwischenzeit erfolgten Umänderungen an der Schwimmblase verfolgen. Die im ältesten Embryonalstadium von einem 26 Tage alten *Acipenser sturio* (Tafelfig. V a) breit von der Dorsalwand des Magens entspringende Schwimmblasenanlage hat sich von dieser abgeschnürt, so dass nur ein stielförmiges Verbindungsstück (Tafelfigg. X und XI, *dp*), der *Ductus pneumaticus,* die zu einem spindelförmigen Sack ausgewachsene Schwimmblasenanlage mit dem Magen verbindet. Die Einmündungsstelle des Luftganges ist im ältesten Embryonalstadium wie im ausgewachsenen Zustande die gleiche geblieben: in beiden Fällen öffnet sie sich in den oralen Bereich des Magens. Damit findet eine frühe Angabe LEYDIGS[36] Bestätigung, welcher auf Grund histologischer Tatsachen die Schwimmblase des Störs als Ausstülpung des Darmkanals erklärt, die mit einem geräumigen *Ductus pneumaticus* in den *Tractus intestinalis,* und zwar in die dorsale Wand des Magens mündet. Es ist das eine Anschauung, die zunächst auch GEGENBAUR[37] vertrat, in der Folge[38] aber aufgab und das Ende des Ösophagus als die Stelle erklärte, wo der Ausführungsgang der Schwimmblase einmünde. Ebenso wie LEYDIG[36] gibt auch MOREAU[39] an, dass der *Ductus pneumaticus* in den Anfang des Magens mündet, und zu demselben Schluss kam auch HOPKINS[26] auf Grund histologischer Untersuchungen des Darmkanals von *Acipenser rubicundus.* HOPKINS[26] findet bei einem etwa 2 cm langen Exemplare dieser Spezies ungefähr 5 cm vor der Einmündung des *Ductus pneumaticus* in den Darm das mehrschichtige Pflasterepithel des Ösophagus in Flimmerepithel übergehend, das ununterbrochen bis zum Pylorus zu verfolgen ist und auch den oberen Abschnitt der Magendrüsen auskleidet. HOPKINS[26] schliesst daraus, dass dieser Abschnitt des Darmkanals, welcher von den meisten Autoren als Ösophagus bezeichnet wurde, tatsächlich als oraler Abschnitt des Magens anzusprechen ist; in diesen Teil mündet bei *Acipenser rubicundus* der *Ductus pneumaticus.* Leider war die histologische Untersuchung der Schwimmblase und des Darms von dem in den Tafelfigg. X und XI abgebildeten 45 cm langen *Acipenser sturio* negativ, da der Erhaltungszustand keine Entscheidung über den Bau der Mukosa ermöglichte. Ich hebe hervor, dass die Schwimmblase wie der Magen strotzend mit Nahrung, hauptsächlich Dekapoden, gefüllt war und der *Ductus pneumaticus* an seiner Einmündungsstelle in den spindelförmig erweiterten Kardiateil keinen klappen- oder sphinkterartigen Verschlussapparat aufwies.

Von der ventralen Fläche des kaudalen Teiles der Schwimmblase zieht bei dem eventrierten Darmkanal ein Mesenterium (*dm*) kaudal vom *Ductus*

pneumaticus bis etwas über die Mitte des Spiraldarms, indem es sich zunächst an die dorsale Kante des Magens und rechts an den kaudalen Magenbogen befestigt; von hier geht es auf die Zwischendarmschleife und dann fortlaufend auf den Spiraldarm über. Weitere Beziehungen des Peritoneums zum Darmkanal und seiner einzelnen Mesenterialabschnitte waren nicht oder nicht mit Sicherheit festzustellen, da mir das Präparat, wie erwähnt, nicht in seiner natürlichen Verbindung mit der Bauchhöhle, sondern eventriert zur Verfügung stand und vielfache Zerreissungen und Defekte am Mesenterium zu erkennen waren.

Oral von dem kaudalen Magenbogen (Tafelfig. XI, *mbc*) verschmälert sich der linke Magenschenkel (bei *ml*) und geht, den oralen Magenbogen bildend, in den kolbig aufgetriebenen und ventral umbiegenden Pylorus über (Tafelfig. X, *py*). Der vordere und mediale Teil des oralen Magenbogens wird zum Teil von dem rechten Leberlappen bedeckt, der kaudal in einen langen Zipfel ausgezogen ist. Zwischen rechten und linken Magenschenkel schiebt sich das in dorsoventraler Richtung abgeflachte Pankreas (Tafelfig. XI, *p*) ein, welches unter dem kaudalen Magenbogen hervorkommt und oral von der Leber verdeckt schliesslich mit der Leber verschmilzt. Der linke Leberlappen ist vom Ösophagus überlagert und empfängt von diesem auf seine ganze Länge eine Impression. An der linken Seite des kaudalen Magenbogens zieht jener Teil des Zwischendarms entlang, welchen ich bei der Beschreibung des Situsbildes (S. 111 ff.) als aufsteigenden Schenkel der Zwischendarmschleife bezeichnet habe, der an der mit *x* (Tafelfig. X) bezeichneten Stelle in den Spiraldarm übergeht. Auf der Ventralseite des Präparates (Tafelfig. X) liegt der Zwischendarm (*Z*) mit seinem absteigenden Schenkel dem rechten Magenschenkel an, verbreitert sich oralwärts keulenförmig und geht, bedeckt von den *Appendices pyloricæ* (*ap*), die von rechts in den Zwischendarm münden, in den Pylorusteil (*py*) des Magens über. Von der Konvexität des oralen Poles der Zwischendarmschleife zieht ein bräunlicher, dünner Strang, der ausser von einem Gefäss von zahlreichen lymphoiden Zellen gebildet wird und den ich als Milz (Tafelfig. X, *mi*) deute, gegen den oralen Magenbogen und endet unter dem linken Leberlappen (*ll*). Dieser *legt* sich von rechts hakenförmig um den Pylorusteil des Magens, während von dem auf dem Pol des oralen Magenbogens aufliegenden rechten Lappen (Tafelfig. XI, *l*) nur ein schmaler Streifen auf die Oberseite des Magens übergreift. Unmittelbar kaudal von der oralen Schleife des Zwischendarms beginnt, wie bereits oben erwähnt, der Spiraldarm (Tafelfigg. X und XI, *spd*), von jenem durch eine klappenartige Bildung getrennt. Der Spiraldarm hat an dem vorliegenden Präparate eine sanduhrförmige Form, deren Einschnürung in der Mitte des Darmabschnittes gelegen ist. Ich habe S. 106 eine kurze Beschreibung des geöffneten Spiraldarms gegeben, der 5¾ von links nach rechts gedrehte Touren beschreibt und dessen Schleimhaut ein engmaschiges Netz

VOL. 11 1930

bildet, welches ich speziell auf dem relativ dicken Zwischendarmrohr, weniger deutlich auf der Schleimhaut der Spiralfalte ausgeprägt finde. An den Spiraldarm schliesst sich ein klappenfreier Darmteil, der Enddarm, an, welcher an dem vorliegenden, vom After abgetrennten Präparate 2 cm Länge hat. Die Schleimhaut des Enddarms ist in zirka acht longitudinale Falten aufgeworfen, die entweder die ganze Länge oder nur einen Teil desselben durchziehen. Die Mucosa bildet sowohl auf als auch zwischen den Falten ein feines Netzwerk, das von JACOBSHAGEN[40] als Doppelnetz beschrieben wurde, dessen Maschen grösser als die des Zwischendarms und gegen das Darmende mehr längsgestreckt sind, während das feinere Relief rundliche Maschen aufweist.

ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSSFOLGERUNGEN.

1. Der Darmkanal besteht in den frühesten Entwicklungsstadien bei Acipenser aus zwei Abschnitten: einem dotterreichen, spindelförmigen oralen und einem dotterarmen, dünnen kaudalen, welche beide geradegestreckt verlaufen. Der orale Teil umschliesst die Hauptmasse des Dotters, der nicht wie bei den Knochenganoiden und Knochenfischen in einem vom Darm abgegliederten und durch einen *Ductus omphaloentericus* damit zusammenhängenden Dottersack konzentriert ist. Während der kaudale Darmabschnitt dem oralen in der Entwicklung vorauseilt und die Resorption des Dotters hier bei 12—13 Tage alten Embryonen von *Acipenser sturio* fast abgeschlossen ist, wird der orale, durch besonders massige Dotteranhäufung ausgezeichnete Darm erst bei 15 Tage alten Embryonen, also etwa 12 Tage nach dem Ausschlüpfen, dotterfrei gefunden. Durch die quantitativ verschiedene Verteilung des Dotters ist schon in den frühen Entwicklungsstadien eine Trennung in später deutlich gesonderte Abschnitte gegeben: der orale dotterhaltige Teil umfasst an den Kiemendarm anschliessend den Ösophagus und Magen und dazu einen Teil des Dünn- oder Mitteldarms, welcher als Zwischendarm bezeichnet wird, d. h. nach der Definition von REDEKE[11] jenen Abschnitt des Mitteldarms, welcher vom Pylorus bis zum Spiraldarm reicht und dessen kürzeres, orales Stück dem Duodenum angehört. Der früher dotterfreie kaudale Darm gehört dem Spiral- und Enddarm an.

2. Die tiefstgreifenden Formveränderungen erfährt im Laufe der Entwicklung von allen Darmkomponenten der Magen. Die Umformung des Ösophagus und Magens aus einer geradegestreckten Anlage in die definitive Schleifenform ist beim Stör vollkommen beherrscht durch den Dotterreichtum dieses Teiles und verläuft daher wesentlich verschieden von der Umformung des Magens bei einem Knochenganoiden, *Amia calva*, worüber PIPER[8] eingehend berichtet hat. Bei Amia besteht, entsprechend der anders gearteten Speicherung des Dotters in einem Dottersacke und demgemäss früh-

zeitig dotterfreien Darmrohr, die Möglichkeit einer freieren Bewegung des Darmrohres als bei Acipenser mit dem durch massigen Dotter ausgefüllten Darmlumen. Doch ist bei beiden Ganoidenformen das Endprodukt der Magenentwicklung zu einer S-förmig gekrümmten Doppelschleife das gleiche: indem Ösophagus und Kardiateil des Magens kaudalwärts ziehen, biegt letzterer in kranialkonkavem Bogen in den oral gewendeten Fundus um, der in einem horizontal eingestellten, kaudalkonkaven Bogen in den Pylorus und den Zwischendarm übergeht. Bei dem Knochenganoiden Amia verläuft nach den Untersuchungen PIPERS[8] der röhrenförmige Darmtraktus anfangs geradegestreckt kraniokaudal und krümmt sich im Laufe der Entwicklung S-förmig. Die sich hierbei abspielenden Vorgänge sind nach der Beschreibung PIPERS[8] Verlagerungen, indem der proximale Magenteil eine Senkung kaudalwärts, der distale eine Hebung kranialwärts erfährt, wobei Pylorus, Leber und Duodenum von links ventral, dann nach vorn rechts getrieben werden. Damit geht eine Drehung des Duodenums um 180° nach links einher, so dass der ursprünglich ventrale Pankreasteil dorsal gelagert wird. Auf wesentlich andere Weise erfolgt die Umformung des Magens bei Acipenser: es kommt durch Furchen, welche in die massive, geradegestreckte Magenanlage einschneiden, die S-förmig gekrümmte Form zustande. Die früheste und zugleich am tiefsten einschneidende Furche ist die sogenannte Mitteldarmfalte, welche, wie oben beschrieben, die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm festlegt. Zuerst wie im Stadium I (Tafelfig. I, *mdf*) nur schwach entwickelt trennt diese Furche schliesslich die Magenanlage (Tafelfig. III, *mdf*) von dem darunter liegenden Mitteldarm, der nunmehr mit jener noch durch eine Brücke in Zusammenhang steht, die, wie Querschnitte des Stadiums III und das Frontalbild der Tafelfig. IV zeigen, hakenförmig von der Unterseite der Magenanlage nach rechts zieht und sich kaudal in den Mittel- resp. Zwischendarm fortsetzt. Diese Verbindungsbrücke (Zwischenstück) kam durch eine von rechts her einschneidende Furche und durch Auswachsen zustande; die Furche findet ihre direkte Fortsetzung auf der rechten Seite in die oben erwähnte Mitteldarmfalte.

Die Vorderdarmanlage besteht nun aus einem mächtigen, spindelförmigen dorsalen, dotterhaltigen Abschnitt, der ventral bajonettförmig durch das eben erwähnte Zwischenstück in den Mitteldarm übergeht. In dem dorsalen, dotterhaltigen Teil sind noch nicht voneinander abgegliedert enthalten der Ösophagus, die Kardia- und Fundusregion des Magens, während das Zwischenstück dem Pylorus des Magens und damit dem oralen Bogen der in der Folge S-förmig gekrümmten Magenanlage angehört, der den Übergang in den Mittel- oder Zwischendarm bildet. Der kaudale Magenbogen ist zu dieser Zeit noch nicht in Erscheinung getreten; er kommt dadurch zustande, dass sich der Ösophagus durch eine in orokaudaler Richtung und von den Seiten einwachsende Furche von der dorsalen, dotterhaltigen Darm-

VOL. 11 1930

anlage abgliedert, wobei die Furche bis zu zwei Dritteln dieses Darmabschnittes kaudalwärts vorwächst. Dadurch kommt es nicht nur zu einer Abgliederung des Ösophagus, sondern auch des Kardiateils des Magens von einem ventralen Magenabschnitt, der als linker Magenschenkel der Fundusregion des Magens angehört. Dort, wo der Kardiateil in den Magenfundus übergeht und eine kaudal konvexe Schleife bildet, liegt der kaudale Magenbogen, der in seinem Verlaufe in einem Winkel von etwa 45° zur Horizontalen eingestellt ist, während der orale Magenbogen in der Horizontalebene verläuft. Während dieser Umbildungsvorgänge des Magens zur definitiven Form, welche beim Stör bei 26 Tage alten Embryonen vollendet ist, geht die Resorption des Dotters in diesem Darmabschnitt vor sich. Ich finde die Magenregion bei 15 Tage alten Stadien dotterfrei, bei 12 Tage alten aber noch Reste desselben enthaltend. Mit der fortschreitenden Resorption des Dotters vollzieht sich auch der histologische Ausbau der Magenschleimhaut: es kommt im Kardiaabschnitt zu Faltenbildungen der Mukosa und zur Anlage wenig verzweigter tubulöser Drüsen. Im Fundus- und Pylorusgebiet sind Falten und Furchen stärker entwickelt und die Drüsenanlagen zahlreicher und mehr verzweigt als in der Kardiaregion. Die Abgrenzung zwischen Ösophagus und Kardiaregion ist bei den 26 Tage alten Embryonen, wie S. 80 ausgeführt wurde, durch das Auftreten der Kardiadrüsen histologisch festzustellen, doch ist diese nicht scharf, sondern es besteht eine Art Übergangszone, indem die tubulösen Drüsen zuerst vereinzelt auf der Ventralseite der Darmwand in Erscheinung treten, um sich dann weiter kaudal über die ganze Ausdehnung der Darmwand zu erstrecken.

3. Die Schwimmblase entsteht beim Stör sekundär aus Faltenbildungen des Ösophagus und Magens, welche im mediodorsalen und dorsolateralen Gebiet der Wandung dieser Darmabschnitte verlaufen. Letztere, frühzeitig und stärker entwickelt als die mediodorsalen, weshalb ich sie als Primärfalten bezeichne, finden sich beim Stör als erste bei 7½ Tage alten Embryonen beiderseits im dorsolateralen Abschnitt des Ösophagus, der sich zwischen Kiemendarm und dem temporär soliden Abschnitt des Ösophagus ausdehnt. Diese Falten bilden hier die unmittelbare Fortsetzung jener paarigen Furchen, von welchen die Schlundtaschen auswachsen. Bei älteren Acipenserlarven (10.—11. Tag) erstrecken sich diese Falten über den ganzen, nunmehr mit kontinuierlicher Lichtung versehenen Ösophagus vom Kiemendarm bis zur Region der späteren Magenanlage. Ich bezeichne diese Lateralfalten als „Kiemen-Schlunddarmfalten". Zwischen ihnen hat sich ausserdem die dorsale Ösophaguswand zu einer unpaaren, medianen Falte erhoben, welche im hintern Bereich der Kiemenregion beginnt und kaudal bis in die Magenregion reicht und hier wie die Kiemen-Schlunddarmfalten verstreicht. 12—13 Tage alte Larven des Störs zeigen das Dachgebiet des Ösophagus in eine rechte und linke dorsolaterale Kiemen-Schlunddarmfalte und

eine mediane Falte gegliedert; die letztere verstreicht nunmehr schon in der Region der Leber, während die Kiemen-Schlunddarmfalten bis in die Magenregion ziehen; dabei tritt die linke scharf, firstförmig hervor, während sich die rechte abflacht und die dorsale Ösophaguswand sich zwischen den Kiemen-Schlunddarmfalten ventral einbuchtet. Hinter der Leberanlage teilt sich die linke Kiemen-Schlunddarmfalte in zwei Schenkel: der eine, laterale, setzt die Richtung dieser Falte direkt fort, der andere wendet sich medialwärts sowie oral und verliert sich im Gebiete zwischen den beiden Kiemen-Schlunddarmfalten; die rechte verliert sich im hintern Gebiete der Kardiaregion.

Bei 26 Tage alten Störembryonen begrenzen die beiden Kiemen-Schlunddarmfalten das in der Mitte U-förmig eingebuchtete Ösophagusdach, in dessen kaudalen, in den Magen übergehenden Teil zwei schief von rechts vorn nach links hinten verlaufende Falten sich mit der linken Kiemen-Schlunddarmfalte verbinden. Die eine dieser schräg laufenden Falten war schon im vorhergehenden Stadium zu erkennen; ich betrachte sie als kaudalen Rest der vordem bestandenen Medianfalte, während die zweite Schrägfalte als Sekundärfalte neu aufgetreten ist. Aus der Vereinigung der linken Kiemen-Schlunddarmfalte (Primärfalte) und den beiden medialen Falten bildet sich eine, links von der Medianebene auf dem Dache des kaudalen Ösophagusabschnittes über die Kardiaregion bis zum kaudalen Magenpol ziehende, kammförmige, nach rechts konvexe Aussackung (Tafelfig. V a, *sb*), welche die erste Anlage der Schwimmblase darstellt. Auf Grund ihrer Genese ist die Schwimmblase des Störs als Partialbildung einer linken dorsolateralen Falte oder Kiemen-Schlunddarmfalte und als Rest einer medianen Falte zu betrachten, ein Verhalten, das durch die Entwicklung der Blase beim Sterlet eine weitere Bestätigung und Klärung findet. Es hat sich bei *Acipenser ruthenus* zeigen lassen, dass auch hier im dorsalen Gebiete des Vorderdarms charakteristische, „kanonische" Falten existieren, die sich nach Analogie jener beim Stör in paarige Lateral- oder Kiemen-Schlunddarmfalten und in eine unpaare dorsomediane Falte gliedern lassen. Während bei den Kiemen-Schlunddarmfalten die Beziehungen zur Kiemenregion resp. zur letzten Schlundtasche als sicher erwiesen gelten können, ist der Nachweis hierfür bei der medianen Falte schwieriger. Da zeigen nun jüngste Stadien sowohl von *Acipenser ruthenus* als auch *sturio*, dass medial von den hintersten, typisch auftretenden (5.) Schlundtaschen je eine Epithelverdickung liegt, welche ich als Rudiment einer 6. abortiven Schlundtasche deute. Medial von diesen Rudimenten erhebt sich eine dritte Epithelverdickung, die entweder unpaar oder durch eine mediane Furche longitudinal geteilt als paariges Gebilde gefunden wird: von ihr nimmt die mediane Dorsalfalte ihren Ursprung. Diese mediane Epithelverdickung deute ich ebenfalls als Rest einer (7.) Schlundspaltenanlage, welche die Reihe der Schlundspalten als hinterste,

VOL. 11 1930

in die Mediane verschobene, abschliesst. In einigen Fällen lässt sich an ihr die paarige Anlage und damit ihre Herkunft aus bilateral angelegten Schlundtaschen noch erkennen. In andern Fällen ist diese Paarigkeit, welche entweder nur kurze Zeit oder überhaupt nicht auftritt, nicht mehr festzustellen. Jedenfalls erscheint es berechtigt, die mediane Falte aus der medianen Epithelverdickung und damit von einer abortiven Schlundspaltenanlage abzuleiten, so dass sie als mediane Kiemen-Schlunddarmfalte bezeichnet werden kann. Diese mediane zusammen mit der rechten Falte liefert nun beim Sterlet die Schwimmblasenanlage in der Weise, dass die stärkere mediane Falte sich mit der schwächeren rechten lateralen verbindet; diese Vereinigung ist auch noch in älteren Stadien an der Basis der Falte deutlich zu erkennen. Ich betrachte als primären Ursprungsort der Schwimmblase die mediane Falte, die sich bei *Acipenser ruthenus* sekundär mit der rechten, beim Stör in Form von Rudimenten mit der starkentwickelten linken Lateralfalte verbindet. Da die Medianfalte, welche nach meiner Anschauung primär die Schwimmblase allein geliefert hat, als dorsal ausgewachsenes Produkt einer paarigen Viszeraltaschenanlage anzusehen ist, muss auch die Schwimmblasenanlage selbst als paarige Bildung betrachtet werden, welche sich mit einer Lateralfalte verbunden und so ihre Basis lateral verschoben hat. Diese sekundäre Lateralverlagerung tritt beim Stör deutlicher in Erscheinung: hier ist die mediane Falte im oralen Teil früh rückgebildet, im kaudalen nur noch als Rest erhalten, der eine schräg verlaufende kurze Falte des Vorderdarmdaches darstellt. Dadurch ist hier der Entstehungsort der Schwimmblase hauptsächlich auf die linke Seitenfalte konzentriert, der Anteil von der Mittelfalte tritt an Bedeutung zurück. Damit ist für die vielfach auch bei anderen Fischen beobachtete Wanderung der Schwimmblase eine wohl begründete Erklärung erbracht, welche die Lateralverschiebung derselben als sekundäre Erscheinung dartun würde, selbstverständlich unter der Voraussetzung, dass die dorsomediane Falte auch hier einem regressiven Prozess unterliegt. Nach allem, was die Untersuchung bei Acipenser ergibt, neige ich zu der Anschauung, dass, wie schon oben hervorgehoben, die mediane Anlage der Schwimmblase den phylogenetisch älteren Typus, die Seitenverlagerung den jüngeren Zustand darstellt. Demnach würde diese Anlage bei *Acipenser ruthenus* und, soweit ich aus meinem Materiale ersehen kann, auch bei *Acipenser stellatus* dem ersteren, primitiven, bei *Acipenser sturio* dem letzteren, progressiven Typus zuzurechnen sein.

Nach allem ergibt sich also, dass die Schwimmblase der Acipenseriden als dorsale Bildung aus einem Mutterboden stammt, aus welchem auch die Viszeraltaschen ihren Ursprung nehmen. Es wäre nun noch auf den Einwurf der relativ weiten Kaudallagerung dieser Gebilde von den letzten tatsächlich als Schlundtaschen auftretenden Bildungen einzugehen. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die als hinterste (7.) Schlundtaschenanlagen ge-

deuteten Epithelverdickungen zu einer Zeit sich finden, wenn die Anlage des Ösophagus noch nicht oder eben in ihren ersten Anfängen zu erkennen ist, und mit dem Auswachsen und der Formung desselben treten sowohl die lateralen als auch die dorsomedianen Kiemen-Schlunddarmfalten auf. Es ist die Annahme berechtigt, dass mit diesem Auswachsen des primär im hinteren Bereich der Kiemenregion gelegenen Materiales aus eine Verlagerung des präsumptiven Schwimmblasenmaterials einhergeht; damit ist eine theoretische Erklärung gegeben, dass in diesem Falle die Schwimmblase nicht direkt im Anschluss an die Kiemenregion, sondern in der Kardiaregion entsteht. Sie gehört übrigens zunächst beim Stör mit ihrem kleineren, oralen Teil der hintersten Region des Ösophagus, mit ihrem grösseren, kaudalen Teil der Kardiaregion an. In der Folge gliedert sie sich vom Ösophagus ganz, vom Magen zum Teil ab, indem die anfangs breit entspringende Anlage an ihrer Basis zu einem schmalen Stiel, *Ductus pneumaticus*, reduziert wird, der beim Stör mit einer engen, schlitzförmigen Öffnung etwas links von der Mediane in den Kardiateil des Magens mündet.

VOL. 11 1930

Auch bei der den Stören nahestehenden Gruppe der Knochenganoiden entwickelt sich nach PIPER[8] die Schwimmblase bei *Amia calva* aus einer dorsomedianen Falte des Vorderdarms, welche zeitlich nach und, wie Querschnitte junger Stadien — PIPERS[8] Figg. 22—24 — zeigen, örtlich näher der rechten als der linken Ösophagus-Magenkante auftritt. Ob die Schwimmblasenanlage hier wie bei Acipenser als Derivat einer resp. zweier Ösophagus-Magenfalten, d. h. Kiemen-Schlunddarmfalten, entsteht, welche, wie ich aus den Modellfiguren PIPERS[8] erschliesse, oral bis in die Branchialregion des Darms reichen, darüber finden sich bei PIPER[8] keine Angaben. Unbestimmt sind diese Verhältnisse auch bei den Knochenfischen. Aus den oben (S. 91 ff.) mitgeteilten Tatsachen und den Befunden vornehmlich von BAER[42], BALFOUR[3], MOSER[22, 23] und WEBER[24, 25] ergibt sich nur so viel, dass die Schwimmblase bei Teleostiern am Dache des Vorderdarms, lateral von der Medianebene entsteht und dass, wie CORNINGS[21], RAUTHERS[15] und eigene Untersuchungen dartun, Beziehungen dieser Anlage zu dorsalen resp. dorsolateralen Falten des Vorderdarms bestehen.

Diese mit Sicherheit bei Acipenser nachgewiesenen genetischen Beziehungen zwischen Schwimmblase und Branchialregion berühren die Frage nach einem gemeinschaftlichen Mutterboden, die Homologie und phylogenetischen Beziehungen zwischen Schwimmblase und Lungen.

Die zuerst von GOETTE[43] auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen aufgestellte und in der Folge[44] eingehender begründete Hypothese, welche die Lungen der Amphibien als Umbildungen von hintern Kiementaschen erklärte, wird auch von SPENGEL[45] vertreten, der hauptsächlich auf Grund vergleichend-anatomischer Überlegungen zu dem Schlusse kam, dass der „Versuch, Lungen und Schwimmblasen zum System der Visceraltaschen

in Beziehung zu setzen" einer ernsthaften Prüfung unterzogen zu werden verdiene.

Diese Theorie fand durch die Untersuchungen von WEBER[24, 25] eine Stütze; er stellte fest, dass bei den Lophobranchiern die Schwimmblase wie die Schlundtaschen aus der Seitenwand des Darmkanals, und zwar allein der linken Seite, ihren Ursprung nimmt, während die korrespondierende rechte Seite eine vollkommene oder partielle Atrophie aufweist. Ob das Organ aus einer oder mehreren Schlundtaschen hervorgeht, blieb unentschieden. Dieser von WEBER[24, 25] mitgeteilte Befund über die laterale Entwicklung der Schwimmblase bei Knochenfischen wird, wie oben (S. 91 ff.) ausgeführt, ausser durch eigene und andere Beobachtungen namentlich durch MOSERS[22, 23] Angaben bestätigt. Sie fand bei drei verschiedenen Gruppen von Knochenfischen, dass die Schwimmblase nicht in der Mediane am Darmdache, sondern entweder ganz rechts oder dorsal, aber rechts von der Medianlinie entsteht. Es handelt sich aber bei dieser Feststellung nicht um das erste Auftreten der Schwimmblase; durch Drehung des Darms kann es in der Folge zu einer Verlagerung ihres Ursprungs, d. h. des *Ductus pneumaticus*, kommen, so dass Drehungen und gegenseitige Verschiebungen von Schwimmblase und Darm auf eine gewisse Labilität der Lageverhältnisse beider zueinander hindeuten, „wodurch der so oft hervorgehobene prinzipielle Unterschied zwischen Schwimmblase und Lungen, die dorsale Lage der einen, die ventrale der andern, an Wert verliert, und dieser Unterschied nur noch als ein gradueller erscheint" (MOSER[22]). Während WEBER[24, 25] auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Befunde die nahen Beziehungen zwischen Schwimmblase und Lunge hervorhebt, unterscheidet WIEDERSHEIM[46] scharf zwischen einem *Larynx ventralis* und *Larynx dorsalis*, so dass in der Wirbeltierreihe zwei, in verschiedenen Lageverhältnissen befindliche, im Bereiche des Kopfdarms gelegene Kehlköpfe existieren. Erfolgt die Entwicklung dorsal, so entsteht nach WIEDERSHEIM[46] in der Regel eine Schwimmblase mit oder ohne respiratorischer Funktion und kann dann im ersteren Falle als Lunge bezeichnet werden, hat aber als solche mit dem gleichnamigen Organ der Amphibien und Amnioten phylogenetisch nichts zu schaffen. Erfolgt das Auswachsen des Kopfdarms ventralwärts, so wird damit der Ausgangspunkt für eine Lunge geschaffen, weshalb von morphologischen Gesichtspunkten aus das bisher als Schwimmblase bezeichnete Organ von Polypterus auch als solche zu werten ist. Eine Verlagerung eines dorsalen Larynx auf die ventrale Seite durch Wanderung lehnt WIEDERSHEIM[46] ab, da ihm keine Tatsachen bekannt sind, wodurch diese gestützt werden könnte. Er betrachtet die ventrale Lage der Lunge als die ursprüngliche.

Einen Beweis für seine Anschauung erblickt WIEDERSHEIM[46] in der Existenz einer medianen Furche am Gaumendach von *Lepidosiren paradoxa* neben der ventralen Glottis; er deutet diese Furche als letzten Rest des Ein-

ganges zu einer Schwimmblase, welche die einstigen fischartigen Vorfahren von Lepidosiren besassen, während er die Bedeutung einer polsterartigen Anhäufung fibrösen Gewebes an der dorsalen Schlundwand von *Calamoichthys calabr.* unentschieden lässt. Eine genetische Erklärung für die Existenz einer *Glottis ventralis* und *dorsalis* wäre in der von SEWERTZOFF[47] geäusserten Anschauung gegeben, dass dorsale wie ventrale Schwimmblasen aus entodermalen Ausbuchtungen hinterer Kiemenspalten entstehen: die dorsale aus dem dorsalen, die ventrale aus dem ventralen Abschnitt des Kiemensackes, eine Annahme, welche nach SEWERTZOFF[47] mit dem Verlauf und der Anordnung der Schwimmblasengefässe vollkommen in Einklang steht, worauf ich unten zurückkommen werde.

Gegen die Hypothese von der branchialen Natur der Lungen, auf deren Entstehung „nicht so entfernt von den Kiemen" auch GEGENBAUR[38] hinweist, macht GREIL[48, 49] geltend, dass sich bei Amphibien aus den hier auftretenden 6. Schlundtaschen die ultimobranchialen Körper entwickeln, die Lungenanlagen eine andere Stellung als die Schlundtaschen haben sowie dass sie zeitlich vor der 5. und 6. Schlundtasche auftreten; auch seien die Zwischenräume zwischen der Lungenanlage und den 6. Schlundtaschen grösser als die Intervalle zwischen den einzelnen Schlundtaschen. Hieraus folgert GREIL[49], dass die Lungenanlagen der Amphibien mit den Schlundtaschen nichts zu tun haben, sondern sich getrennt, zeitlich und räumlich vollkommen unabhängig von diesen aus bilateral symmetrischen Anlagen entwickeln, die erst sekundär an der Ventralseite sich miteinander vereinigen. Und an anderer Stelle betont er[60] gegenüber OPPEL[61], welcher darauf hinweist, dass der Mutterboden, welchem Lungen und Schwimmblasen entstammen, verwandt und räumlich mindestens benachbart ist, dass die Frage, ob die Lungen Kiementaschen entstammen, in erster Linie durch Befunde bei Anamniern entschieden wird, welche mit aller Deutlichkeit gegen eine solche Auffassung sprechen. Aber die Untersuchungsergebnisse von FOL[50] beim Menschen, KASTSCHENKO[51] beim Hühnchen, WEBER[24, 25] bei Knochenfischen, WEBER und BUVIGNIER[52—56] bei Vögeln und höheren Wirbeltieren, MARCUS[57] bei Gymnophionen und MAKUSCHOK[16, 17] bei Amphibien richten sich gegen die Angaben von GREIL und sprechen sich insgesamt für einen branchialen Ursprung der Lungen aus resp. leiten sie, wie WEBER und BUVIGNIER[52—56] von entodermalen Ausstülpungen ab, welche dort sich finden, wo bei den Vorfahren der heutigen Vertebraten Kiemen gewesen seien.

Während so für eine Homologisierung der Lungenanlagen mit Schlundtaschen im Sinne GOETTES[44] vieles spricht, liessen sich bisher ähnliche Beziehungen zwischen Schlundtaschen und Schwimmblasen nicht nachweisen. Aber gerade durch den Nachweis eines gemeinsamen genetischen Ausgangspunktes für Schwimmblase und Lungen aus Schlundtaschen wäre ein wichtiger Schritt für die Klärung genetischer und phylogenetischer Beziehungen

VOL. 11 1930

zwischen beiden Organen erbracht. Es kann hierbei, worauf auch MÜLLER[1] hinweist, jede Ähnlichkeit in bezug auf die physiologische Bedeutung der Lungen ausscheiden, indem bei einem Tier mit einem Lungensack das respiratorische Blutgefässsystem sich verkleinern und schliesslich vollkommen verschwinden kann, wodurch ein sackartiges Organ resultiert, das sich in nichts von einer Schwimmblase unterscheidet.

Einen Beweis für die Theorie der branchialen Herkunft der Schwimmblase glaube ich in den bei Acipenser beobachteten Kiemen-Schlunddarmfalten erbracht zu haben, in deren branchialem Abschnitt die Schlundtaschen, in der Schlunddarmkardiaregion die Schwimmblase entsteht. Der Nachweis dieser Falten bei Ganoiden verdient um so mehr Beachtung, als auch bei Lungenatmern durch MAKUSCHOK[17], wie bereits oben erwähnt, Bildungen in der Postbranchialhöhle nachgewiesen wurden, welche in jeder Hinsicht den bei Acipenser nachgewiesenen Kiemen-Schlunddarmfalten homologisiert werden können. In diesen postbranchialen Rinnen der Amphibien, welche MAKUSCHOK[17] als Postbranchialrinnen bezeichnet, treten beiderseits bei Triton seitliche Vertiefungen auf, welche den Lungenanlagen resp. Lungenvertiefungen entsprechen. Während sich nun MAKUSCHOK[16] auf Grund dieser Befunde für die Homologisierung der Lungenanlagen mit Schlundtaschen im Sinne GOETTES (l. c.) ausspricht, lehnt er wie WIEDERSHEIM jede Analogie zwischen Schwimmblasen- und Lungenanlage ab. Beide Anlagen besässen weder in Form noch Entstehungsort etwas Gemeinsames und nichts weise auch nur annähernd auf einen gleichartigen Ursprung hin, so dass eine Homologisierung dieser Organe nicht die mindeste Begründung habe.

Demgegenüber haben sich nun bei Acipenser wie Triton die obenerwähnten Falten im postbranchialen Gebiet nachweisen lassen, welche sowohl dorsal als auch ventral in direktem Konnex mit der Branchialregion stehen. Aus ihnen entwickelt sich dorsal dort die Schwimmblase, ventral hier die Lungenanlage, so dass tasächlich homologe Bezirke des Vorderdarms, d. h. der postbranchialen Region, wenn auch nicht in unmittelbarem Anschluss an die Schlundtaschen, die einen als dorsale, die andern als ventrale Anlagen entstehen lassen. Dazu kommt, dass beide Anlagen sich im wesentlichen in der gleichen Weise entwickeln, wenn auch die Lungen als deutlich paarige, die Schwimmblase bei Acipenser als pseudounpaare Bildungen auftreten. Es mag dabei, bis entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen vorliegen, unentschieden bleiben, ob die bei *Pseudoskaphirhynchus kaufmanni* (Bogdanov) von KUDRJASCHOFF[62] beschriebene, oral vielfach doppellappige Schwimmblase als sekundäre Bildung oder als Ausdruck einer primär paarigen Anlage zu betrachten ist. Im Zusammenhang mit obigen Ausführungen sei darauf hingewiesen, dass GREIL[48, 49], der zwar jede Beziehung zwischen Lungenanlagen und Schlundtaschen ablehnt, die an korrespondierender Stelle und im wesentlichen in derselben Weise auftretenden Schwimm-

blasen und Lungen als Gebilde gemeinsamen Ursprungs, einander homologe Organe erklärt, ohne Rücksicht darauf, dass die einen dorsalen, die andern ventralen Ursprungs sind.

Angesichts dieser Tatsache wirft sich die Frage nach dem stammesgeschichtlichen Zusammenhang der beiden, im ausgebildeten Zustande so verschieden gelagerten Formen auf. Hierzu ist auf die beiden, von BOAS[63] und SAGEMEHL[64] aufgestellten Hypothesen zu verweisen: ersterer erklärt die dorsal einmündende Schwimmblase für die Urform, welche die typische Lunge in der Weise bildete, dass sie sich der Länge nach bis zur Mündung spaltete und jede der Hälften um den Darm bis zu dessen Ventralseite wanderte, wo sich beide Mündungen wieder zu einem gemeinsamen Gang vereinigten. SAGEMEHL[64] hingegen sieht die Urform in der doppelten, ventralen Schwimmblase von Polypterus, welche ohne tiefgreifende Veränderungen in die Lunge überging, anderseits durch Lageveränderung und Rückbildung der einen Hälfte zur typischen Schwimmblase wurde, indem sie ihrer hydrostatischen Funktion gemäss ihre ursprüngliche ventrale Lage änderte und dorsal wanderte. Ein Zwischenstadium erblickt SAGEMEHL[64] bei den Erythrinen, deren Schwimmblase die definitive dorsale Lage erreicht, deren *Ductus pneumaticus* aber der Schwimmblase nicht völlig gefolgt sei und daher seitlich einmündete. Auch die Gefässversorgung habe sich geändert, indem diese bei der Schwimmblase nicht von den 4. Kiemenvenen, sondern von der Aorta aus erfolge. Eine den Teleostiern ähnliche Reihe bilden nach SAGEMEHL[64] die Dipnoer, welche ebenfalls eine dorsale Schwimmblase, und zwar rechts um den Darm herumgewandert, haben, die wie bei Polypterus aus den 4. Kiemenvenen versorgt wird.

Gerade die Beziehungen von Schwimmblase und Lungen zu Schlundspalten lassen es von Interesse erscheinen, diese Frage bei den Dipnoern von diesem Gesichtspunkte aus zu prüfen.

Nach den übereinstimmenden Untersuchungen von SEMON[65] und mir[19] entsteht die Lunge von *Ceratodus F.* etwas rechts von der Medianlinie als ventraler Auswuchs des Ösophagus, der unmittelbar hinter der Kiemenregion am Darmboden gelegen ist. Diese Anlage erweitert sich in der Folge zu einer kleinen Blase, von deren rechter Seite lateral und kaudal ein Gang bajonettförmig aussprosst. Dieser wächst schliesslich um die rechte auf die dorsale Seite des Ösophagus, bleibt aber mit diesem durch den ventral einmündenden *Ductus pneumaticus* immer in Verbindung. Durch diese Untersuchungen wurde zum erstenmal einwandfrei auf ontogenetischem Wege die ventrale Entstehung und sekundäre Verlagerung der Lunge von *Ceratodus F.* nach der dorsalen Seite des Darms bewiesen, eine Tatsache, welche bereits SAGEMEHL[64], ohne die Entwicklung zu kennen, auf Grund des Gefässverlaufes erschloss. Von den beiden, wie bei Polypterus aus den 4. Kiemenbogengefässen entspringenden Lungenarterien von Ceratodus verläuft die rechte

VOL. 11 1930

schwächere direkt nach hinten und versorgt den dorsalen Teil der Lunge, während die stärkere linke unter dem Ösophagus weg an die Ventralseite der Lunge zieht: die ursprünglich an der Ventralseite des Ösophagus links und rechts an die Lungenanlage herantretenden Lungenarterien wurden so durch die nach rechts und dorsal vom Ösophagus auswachsende Lungenanlage mitgenommen, wobei der linke, stärker entwickelte Arterienstamm den Ösophagus ventral zu kreuzen gezwungen war.

Die Genese der Ceratoduslunge hat weiter ergeben, dass sie als unpaare, etwas lateral von der Mediane gelegene Bildung auftritt, und es wirft sich nun die Frage auf, ob sie einer Hälfte jener paarigen Bildungen homolog ist, welche GOETTE, MARCUS, GREIL, MAKUSCHOK u. a. als erste Lungenanlage beschrieben und die als „Lungenrinnen" bezeichnet wurden, mit anderen Worten, ob sie eine Partialbildung darstelle, deren andere, kontralaterale Komponente überhaupt nicht in Erscheinung trete, oder ob sie einer Laryngotrachealbildung homolog sei, welche sich, wie GREIL[48] bei Amphibien beschreibt, nach Vereinigung einer linken und rechten primären Lungenanlage durch eine quere Trachealrinne dorsal und kaudal vom Darme abschnürt. Ich[19] habe darauf hingewiesen, dass ich bei Ceratodus vergeblich eine ventromediane Lungenrinne suchte, welche einer Laryngotrachealbildung im Sinne GREILS[48] entsprochen hätte, und bin dort (l. c., S. 407) zu dem Schlusse gekommen: „dass bei Ceratodus die sekundär dorsal gelagerte Lunge als unpaare Bildung erscheint, ist für ihre Homologisierung mit den analogen paarigen Bildungen bei Protopterus von nebensächlicher Bedeutung. Es lässt diese Erscheinung vorerst, bis weiteres Material zur Verfügung steht, nur darauf schliessen, dass bei Dipnoern entweder nur eine unpaare Lunge zur Entwicklung kommt, die sich sekundär durch Septenbildung in ein paariges Organ sondern kann (Ceratodus), oder dass eine paarige Anlage a priori entsteht und damit eine höhere Stufe der Ausbildung gekennzeichnet ist (Protopterus)."

Beachtung verdient in dieser Hinsicht und im besonderen wegen der über die Morphogenese der Lungen bestehenden Kontroverse die Tatsache, dass an der linken Seite der zu einer kleinen Ampulle erweiterten Lungenanlage von Ceratodus von mir (l. c.) eine Aussackung gefunden wurde, welche, wie ich[19] hervorhob, als Rudiment einer linken Lungenanlage gedeutet werden könnte (vgl. auch MARCUS[73]).

Diese Aussackung tritt erst später, nachdem die rechte Lungenanlage schon eine gewisse Grösse erreicht hat, auf. Über ihr späteres Schicksal, vor allem über ihre Beteiligung an dem späteren Wachstum der Ceratoduslunge, die zu einer paarigen Sonderung dieses Organs führt, fehlen mangels Zwischenstadien alle Angaben. Jedenfalls ist auf Grund dieser Tatsachen und der paarigen Gefäss- und Nervenversorgung die Annahme der Existenz einer linken sekundären und während der frühen Ontogenese unterdrückten

„kryptogenen" Lungenanlage nicht von der Hand zu weisen, wobei noch die auffallende Tatsache hervorgehoben sei, dass von den beiden zur Lunge ziehenden Lungenarterien gerade die linke die stärkere ist, eine Tatsache, der allerdings wie der Gefässversorgung überhaupt nach GEGENBAUR[38] keine ausschlaggebende Bedeutung zuerkannt werden kann.

Nach allem, was die frühen Anlagen der Schlundspalten bei Ceratodus z. B. auch nach den Abbildungen von SEMON[65] und GREIL[20] erkennen lassen, treten diese hier wie bei Amphibien als epitheliale Sprossen einer lateralen Furche in Erscheinung. Zuerst nur wenig aus der Ebene der Schlunddarmwand hervortretend wachsen sie in der Folge wie bei Acipenser schief in dorsoventraler Richtung aus, so dass sie schliesslich im spitzen Winkel zur Längsachse des Darms eingestellt sind. Ich möchte aber dieser Einstellung der Schlundtaschen nicht jene Bedeutung im Sinne eines Gegenbeweises gegen die Goettesche Theorie beilegen wie GREIL[48], da ihre Lage nicht nur in bezug auf die Einstellung zur Längsachse, sondern auch in ihrer Höhenlage starken Schwankungen unterworfen ist. Dafür sprechen in übereinstimmender Weise die Angaben von SPENGEL[45] und MAKUSCHOK[17], welche eine Verlagerung der inneren Öffnungen der Schlundtaschen resp. Lungenanlagen beschreiben. SPENGEL[45] hebt als allgemeine Tatsache hervor, dass die inneren Öffnungen der Viszeraltaschen regelmässig nach hinten zu näher aneinanderrücken. Bei Fortschreiten dieses Prozesses werden die Öffnungen der hintersten Viszeraltaschen in der Mediane zusammenfallen und demnach in frühesten Entwicklungsstadien als vereinigte, mediane Anlage, d. h. als Epithelverdickung, wie ich sie bei Acipenser tatsächlich dorsal nachweisen konnte, in Erscheinung treten. Dass solche Zustände als bleibende Bildungen existieren, beweist das Verhalten der hintersten 5. Viszeraltaschen bei Scariden, bei welchen die 4 vorderen wie gewöhnlich bei den Knochenfischen Kiemen tragen, während die 5. blindsackartige Ausbuchtungen bilden, die mit einer einzigen Öffnung in den Darm münden und ontogenetisch mit grösster Wahrscheinlichkeit auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen sind.

Damit wäre ein bedeutungsvoller Anschluss und eine Analogie mit dem Verhalten der Schlundtaschenanlagen bei Acipenser gegeben: wie es bei diesem Ganoiden am Darmdache zu rudimentären Schlundtaschenanlagen in Form von Epithelverdickungen kommt, von denen die letzte als paarige Anlage im Sinne zweier verschmolzener Anlagen zu deuten ist, ebenso können sich, wie das bei den Scariden tatsächlich im ausgewachsenen Zustande zu sehen ist, die ventralen Enden der Schlundspaltenanlagen oder Rudimente postbranchialer Spalten am Boden des postbranchialen Darms zu einer pseudounpaaren, medianen oder im Falle der Prävalenz der einen Seite zu einer paramedianen Anlage vereinigen, aus der, wie bei Ceratodus, die pseudounpaare primitive Lungenanlage entsteht, die in Form eines kleinen, zapfenförmigen Gebildes an der Ventralseite des Vorderdarms auftritt. Aus ihr ent-

VOL. 11 1930

wickelt sich die der prävalenten rechten Seite angehörende Hauptanlage, während die der linken Seite entsprechende Anlage als retardierte Partialbildung der Hauptanlage in rudimentärer Form in Erscheinung tritt. In diesem Sinne wäre demnach die Lungenanlage von Ceratodus, wie bereits oben (S. 129) hervorgehoben, eine pseudounpaare Bildung, welche tatsächlich von Anfang an das Anlagematerial einer paarigen Lunge enthält.

Ob die Ceratoduslunge im ausgebildeten Zustande einer paarigen oder unpaaren Bildung entspricht, d. h. ob die beiden quantitativ so ungleichen Komponenten der frühen Lungenanlage in gleicher Weise in der definitiven Form vertreten sind, erscheint nach den Angaben von GÜNTHER[67] nicht entschieden. Darüber kann nur die Untersuchung der Morphogenese der Lunge älterer Stadien Klärung schaffen; von Bedeutung erscheint aber in dieser Hinsicht der Hinweis, dass die rechte, in den *Ductus pneumaticus* übergehende Hälfte der Ceratoduslunge grösser ist als die linke, was im Sinne einer aus einer kataplastischen Anlage hervorgegangenen linken Lunge gedeutet werden könnte. Dass derartige kataplastische Lungenanlagen auf einer Seite tatsächlich gefunden werden, ist eine bekannte Tatsache: das zeigen im ausgebildeten Zustande z. B. in ausgesprochener Weise die Schlangen, und die Ontogenese von Hypogeophis u. a. lehrt, dass die linke Lunge rudimentär erscheint (MARCUS[57]), was nach der Deutung von MARCUS[57] als Sekundärbildung zu erklären ist und ontogenetisch dadurch in Erscheinung tritt, dass oft statt der paarigen Aussackungen nur eine rechtsseitige Lungenanlage angetroffen wird.

Im engsten Zusammenhange mit dieser Deutung der Ceratoduslunge als einer paarigen Bildung stehen die interessanten Angaben von MARCUS[58] über die Paarigkeit der Polypteridenglottis und die im Anschluss mitgeteilte Beschreibung der Glottisregion von *Polypterus bichir* durch BUMILLER[66]. Diese nach SEWERTZOFF[47] von dem mit den Dipneusten gemeinsamen Stamme der Holosteoidei abgegliederten rezenten Crossopterygier zeigen wie die zweite noch lebende Form, *Calamoichthys calab.*, eine vom Boden des Vorderdarms in die Lunge führende Glottis, durch welche die Ventilation der Lunge entweder direkt oder indirekt erfolgt (RAUTHER[68], MARCUS[58]). Neben dieser funktionierenden Glottis gelang MARCUS[58] der Nachweis einer zweiten, obliterierten in Form eines Stranges, der links die Wand am Boden des Vorderdarms durchsetzt, und damit der Nachweis, dass ursprünglich zwei Lungen mit zwei völlig voneinander getrennten Einmündungen in den Darm bestanden haben mussten, von denen die linke nach Vereinigung der beiden Lungen obliterierte. Es ist das ein Zustand, wie er in der Genese der Lungen in frühen Stadien gefunden wird und — sichere ontogenetische Beweise fehlen noch — für eine paarige Entstehung dieser Lungen aus hinteren Schlundtaschen oder deren Derivaten gedeutet werden könnte.

In voller Übereinstimmung mit der oben (S. 125) erwähnten Theorie von SEWERTZOFF[47], dass dorsale und ventrale Schwimmblase — oder Morphon, wie SPENGEL[45] die Gebilde, ohne in bezug auf ihre Homologie oder Analogie etwas zu präjudizieren, zu nennen vorschlug — sich aus entodermalen Ausbuchtungen hinterer Schlundtaschen entwickelt — das dorsale Morphon aus dem dorsalen, das ventrale aus dem ventralen Abschnitt der Schlundspalten —, stehen demnach meine Befunde bei Acipenser: die Schwimmblase ist hier auf Grund ihrer Ontogenese ein dorsales, aus Derivaten der hintersten Schlundtaschen hervorgegangenes, primär paariges Morphon. Durch Einbeziehung ihrer Ursprungsbasis sekundär in das Gebiet dorsaler Lateralfalten verliert es seine primär mediane Lage und mündet paramedian in den Vorderdarm, d. h. die Kardiaregion des Magens, ein.

Es fehlen bis jetzt zwingende Beweise für die Annahme einer Wanderung der Einmündung dieses Morphons oder Luftsackes von der ventralen auf die dorsale Seite, wie das z. B. auch von JAEKEL[69] angenommen wird, und umgekehrt. Auch der schon erwähnte Fall der seitlichen Einmündung der Schwimmblase bei dem Teleostier Erythrinus erbringt nicht, wie SAGEMEHL[64] annimmt, den eindeutigen Beweis für eine Zwischenform, da vor allem bis jetzt die Ontogenese dieses Zustandes vollkommen unbekannt ist.

Und dasselbe gilt für die Deutung des Luftsackes bei Ceratodus und verwandter Formen: er ist seiner Genese nach eine ventrale, primär paarige Bildung, im Anschluss an ventrale Abschnitte hinterer Schlundtaschen entstanden. Die paramediane Lage seiner Einmündung ist sekundärer Natur: sie bleibt ventral wie die Mündung aller gleichartigen Morphen der Lungenatmer, ebenso wie die dorsale Mündung des dorsal entstandenen Morphons dorsal bleibt: ein *Larynx ventralis* verwandelt sich nie, soweit bekannt, in einen *Larynx dorsalis* oder umgekehrt, wenn auch das damit in Verbindung stehende Morphon verlagert werden kann.

Das ventral wie dorsal entstandene Morphon ist als primär paarig entstandenes Gebilde zu betrachten, welches sich an korrespondierender Stelle in gleicher Weise aus gleichem Material hinterer Schlundtaschen im postbranchialen Gebiete des Vorderdarms entwickelt: Lungen und Schwimmblasen sind nur örtlich getrennte Bildungen, sie sind im morphologischen Sinne „homoide" Anlagen.

4. Der an den Magen anschliessende Mitteldarm gliedert sich schon in frühen Entwicklungsstadien in einen oralen Abschnitt, den Falten- oder Zwischendarm, und einen kaudalen Teil, den Spiraldarm. Jener ist durch die Mitteldarmfalte gegen den Magen abgegrenzt und reicht bis an den Beginn der Spiralfalte. Diese Grenzen erfahren im Laufe der Entwicklung oral durch die Ausbildung der Pylorusklappe und eines Sphink-

VOL. 11 1930

ters, kaudal durch eine Klappe, an die unmittelbar der Spiraldarm anschliesst, eine präzise Abgliederung. Das Lumen des Zwischendarms ist, entsprechend der in kaudal-oraler Richtung fortschreitenden Dotterresorption, längere Zeit als der Spiraldarm mit Dotter erfüllt und seine Wand namentlich auf der Ventralseite von zahlreichen longitudinalen Falten durchzogen, welche im oralen Bezirk eine Richtungsänderung erfahren und in einer kurzen Spirale von rechts nach links verlaufen, also eine dem Spiraldarm entgegengesetzte Drehung der Touren aufweisen. Da diese Spiralfalten des Zwischendarms erst nach dem Spiraldarm auftreten, ausserdem im Vergleich mit diesem eine bedeutend geringere Drehung aufweisen, erscheint eine mechanische Beziehung zwischen beiden Spiralformen nicht in dem Sinne gegeben, dass die Linksdrehung der Zwischendarmfalten als kompensatorische Aufnahme der nach rechts gedrehten Darmspirale gedeutet werden könnte. Ich sehe vielmehr in der kurzen Zwischendarmspirale den Ausdruck innerer Wachstumsvorgänge des Epithelrohres, das in die Länge wachsend zunächst eine Torsion erfährt, um dann bei fortschreitender Verlängerung zur Bildung der Mitteldarmschleife zu führen, welche in späteren Stadien in diesem Abschnitt des Darms gefunden wird.

In den Zwischendarm münden die Ausführungsgänge von Leber und Pankreas sowie die *Appendices pyloricæ*. Die Einmündung des Leberganges, mit dem ein aus dem rechten oralen Pankreasabschnitt kommender Pankreasgang vereinigt ist, erfolgt etwas links medial auf der dorsalen Seite zwischen Pylorus und der ihn kragenförmig umgreifenden dorsalen Lippe der Pylorusklappe, in die sich der Gang von unten her einsenkt. Durch diese Einmündungsstelle des Leberpankreasganges ist die kaudale Grenze des am Pylorus beginnenden Duodenums markiert, welche bei Acipenser einen kurzen Abschnitt des als Zwischendarm bezeichneten oralen Teiles des Mitteldarms bildet.

Die Einmündungsstelle des Leberganges in die dorsale Wand des Zwischendarms entspricht der Stelle, wo die Leber resp. deren Gang primär aus der oroventralen Wand des Darms ausgewachsen ist. Durch das auf S. 58, 66 u. a. O. beschriebene Auswachsen jenes Darmabschnittes, welcher, von mir als Verbindungsstück bezeichnet, in frühen Stadien den dorsalen Dotterdarm mit dem Mitteldarm verbindet und sich in den oralen Magenbogen umwandelt, wird die Leber an der Ventralseite überlagert und kommt so, ohne selbst ihre Lage zu verändern, zwischen Ösophagus und oralen Magenbogen zu liegen. Der Lebergang mit dem akzessorischen oralen Pankreasgang behält während dieses ganzen Vorganges seine ursprüngliche Lage bei und seine definitive dorsale Lage ist auf keine Verschiebung des Ganges von der ventralen auf die dorsale Seite infolge einer Darmdrehung zurückzuführen: die Mündung des Leberganges bleibt, wo sie von Anfang an angelegt war. Es unterscheidet sich demnach in dieser Hinsicht Acipenser prinzipiell von

jenen Formen, bei welchen, wie z. B. bei den Selachiern, Knochenfischen und höheren Wirbeltieren, durch eine Darmdrehung eine sekundäre Verlagerung der Mündung des Leberganges erfolgt. Die Leberanlage tritt beim Stör in den frühesten Stadien als eine linsenförmige epitheliale Plakode an der oroventralen Darmwand auf, ist zunächst lumenlos und gegen den soliden Dotterdarm deutlich abgrenzbar. Sie gleicht nicht nur in dieser Hinsicht der namentlich von GÖPPERT[70], STÖHR[71] und LAGUESSE[72] bei Knochenfischen beschriebenen Leberbildung, sondern auch darin, dass sie in der Folge durch das starke orale Auswachsen des Darms kaudalwärts verlagert erscheint. In der anfangs kompakten Leberanlage treten an der Oberfläche Einbuchtungen und im Innern mit Endotel ausgekleidete Spalten und Räume auf, wodurch es zur Bildung der Leberzellenbalken kommt und das ganze Organ nun unter Volumzunahme sich vom Darme abgliedert, aber mit einem kurzen epithelialen Gang, dem Lebergang, damit in Verbindung bleibt.

VOL. 11 1930

Von der Leberentwicklung des Störs unterscheidet sich jene bei dem Knochenganoiden *Amia calva* in wesentlichen Punkten. Hier tritt nach den Untersuchungen von PIPER[8] die Leber zuerst in Gestalt einer dorsalwärts ausgestülpten Falte des flach dem Dotter aufliegenden Dotterentoderms links neben dem Magen auf. Sie liegt dabei kranial von der Stelle, wo der röhrenförmig geschlossene Abschnitt des Intestinaltraktus in den Dotterdarm übergeht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung kommt auch bei Amia wie bei Acipenser durch orales Auswachsen des oralen Magenbogens die Leber zwischen diesen und den Ösophagus zu liegen, doch bleibt sie mit dem grösseren Teil ihrer Masse nach wie vor nach links von demselben gelagert. „Sie reitet" nach den Angaben von PIPER[8] „in der cranial-concaven Magenkrümmung in der Weise, dass ein grosser Lappen links vom Magen seine Spitze caudalwärts kehrt, während rechts ein kleiner Lappen und die Gallenblase zu finden sind; nach rechts begiebt sich auch vom Hilus aus der Leberstiel zur dorsalen Duodenalwand". Abweichend von den von mir bei Acipenser beschriebenen Beziehungen der Mündung des *Ductus choledochus* beschreibt PIPER[8] bei Amia eine Achsendrehung des Duodenums um 180°, wodurch die ursprünglich ventrale Duodenalwand zur dorsalen und die Mündung des *Ductus choledochus* von der ventralen auf die dorsale Seite verlagert wird.

Diese Differenz der Leberentwicklung zwischen den Knorpel- und Knochenganoiden macht die Annahme wahrscheinlich, dass hierbei das Verhalten des Dotters die ausschlaggebende Rolle spielt, wie das bereits oben bei der Entwicklung des Darms, im besonderen des Magens, hervorgehoben wurde.

Gegen eine Drehung des Duodenalabschnittes und einer dadurch bedingten Dorsalverlagerung der Lebergangmündung beim Stör spricht auch das Verhalten der *Appendices pyloricæ*. Diese sind im Stadium IV rechts dorsal an der medialen Seite des den dorsalen und ventralen Darm ver-

einigenden „Verbindungsstückes" als handschuhfingerartige isolierte Ausbuchtungen zu sehen, wie das auch BALFOUR angibt, und haben sich, da sie im Stadium III noch nicht vorhanden waren, in der Periode zwischen Stadium III und IV entwickelt. An der gleichen Stelle münden sie auch im Stadium V in der Weise, dass sie sechs kurze Schläuche bilden und zu einem kurzen Kanal vereinigt an der obengenannten Stelle kurz hinter und links ventromedial vom Lebergang in den Zwischendarm münden. Bei dem ältesten mir zur Verfügung stehenden Stör-Embryo von 32 Tagen konnte ich neben einigen kleineren Gängen drei grössere feststellen, welche an derselben Stelle wie im vorher beschriebenen Stadium in eine Aussackung des Zwischendarms einmünden. Es scheint demnach die Reduktion auf drei Mündungsgänge der *Appendices pyloricæ*, wie sie beim Stör von verschiedenen Untersuchern festgestellt wurden (vgl. S. 98) nicht als allgemeine Regel aufzufassen zu sein. Die *Appendices pyloricæ* sind zu dieser Zeit einfache oder verzweigte tubulöse Drüsen, welche, durch Bindegewebe voneinander getrennt, von einem gemeinsamen Peritonealsack überzogen werden, so dass dieselben schon zu dieser Entwicklungsperiode von aussen gesehen einem einheitlichen Körper, also jenem Zustande gleichen, in dem sie auch beim Erwachsenen gefunden werden und in den Tafelfigg. X, XII und der Fig. 5 von JACOBSHAGEN[29] zu sehen sind.

Den an den Zwischendarm anschliessenden Spiraldarm betrachte ich als Komponente des Mitteldarms. Dieser ist demnach, wie bereits S. 57 hervorgehoben, grösser als ihn KUPFFER[4] definiert, der als Mitteldarm nur denjenigen Teil bezeichnet, welcher beim entwickelten Stör die zweischenklige Schleife des Duodenums bildet, während er den die Spiralklappe umfassenden Darmteil ontogenetisch als Hinterdarm auffasst. Hierbei ist zu erwähnen, dass der nach KUPFFER[4] die Schleife des Duodenums bildende Darmteil nicht allein diesem, sondern dem Zwischendarm, d. h. dem zwischen Pylorus und Spiraldarm gelegenen Abschnitt angehört, von dem das Duodenum nur ein kurzes, orales Stück darstellt. Als Hinter- oder Enddarm bezeichne ich bei Acipenser das vom kaudalen Ende der Spiralklappe bis an den After reichende Darmstück, das beim Stör wie bei fast allen Fischen eine relativ geringe Ausdehnung erreicht.

Im Spiraldarm beginnt die Resorption des Dotters sehr frühzeitig, d. h. bereits vor dem Ausschlüpfen, und schreitet in kaudaloraler Richtung fort. Schon in diesen Stadien findet sich z. B. bei 81 Stunden alten Embryonen im kaudalen, dotterfreien Lumen eine epitheliale, ungefähr 1½ Touren beschreibende spiralige Verdickung der Schleimhaut, welche im Sinne einer von links nach rechts gedrehten Schraube verläuft. Das Epithelrohr zeigt ausserdem in diesem und im folgenden Stadium (Stad. I, Figg. 6, 7 und 8) eine seichte, rinnenförmige Einbuchtung und gleicht dadurch jenem von RABL[9], dann von RÜCKERT[10] bei Selachiern beschriebenen Zustande des seitlich ein-

gebuchteten, gestreckt verlaufenden Mitteldarms, welcher gesteigert durch Auswachsen der freien Ränder dort zu einer förmlichen Einrollung des Darms und damit zu jener Form des Spiraldarms führt, welche RÜCKERT[10] als „gerollten Spiraldarm" oder „Rollspirale" bezeichnet und dem durch eine wirkliche Achsendrehung des Rohres entstandenen „gedrehten" Spiraldarm gegenüberstellt. Nach RÜCKERT[10] bildet für den „gedrehten" wie den „gerollten" Spiraldarm die oben erwähnte seitliche Einbuchtung oder Einfaltung den gemeinsamen ontogenetischen Ausgangspunkt, und auch RABL[9] hebt hervor, dass die Anlage der Spiralklappe nicht von Anfang an in ihrer typischen Form, sondern zunächst unter dem Bilde einer Längsfalte des Entoderms in Erscheinung tritt. Diese Längsfalte entsteht nach RABL[9] als ein langgezogener Wulst, indem aussen anliegende mesodermale Zellen die Wand des Entodermrohres in das Lumen vordrängen sollen. Ich kann mich letzterer Deutung der Entstehung der Spiralfalte, wenigstens soweit meine Beobachtungen bei Acipenser in Betracht kommen, nicht anschliessen. Es lässt sich bei Acipenser zeigen, und das gleiche geben RABL[9] und RÜCKERT[10] bei Selachiern an, dass die Wandung des epithelialen Darmrohres charakteristische Dickenunterschiede aufweist, wodurch am Innenkontur des Darmrohres eine Einbuchtung und damit eine Verengung der Darmlichtung hervorgerufen wird. Am Aussenkontur finde ich zunächst an der verdickten Stelle eine nach aussen gerichtete Vorwölbung, was z. B. auch die Fig. 5, Taf. IV in RABLS[9] Abhandlung deutlich erkennen lässt. An der gleichen Stelle tritt im Laufe der Entwicklung aussen zunächst eine Abflachung und schliesslich eine grubenförmige Einbuchtung auf, womit zugleich eine Dickenabnahme des Epithels an der betreffenden Stelle verbunden ist, ohne dass jedoch die Unterschiede im epithelialen Aufbau des Darmrohres zunächst vollkommen verwischt würden.

Aus dem Gesagten ergibt sich sonach, dass der Anlage der Längsfalte an der gleichen Stelle eine epitheliale Verdickung vorausgeht, so dass als gemeinsamer ontogenetischer Ausgangspunkt nicht eine Einbuchtung oder Einfaltung, sondern primär eine Verdickung des Epithelrohres in Betracht kommt. Während nun RABL[9] annimmt, dass ein verdickter mesodermaler Strang, welcher in einer Falte des Mesenteriums liegt, die Wand des Entodermrohres in das Lumen vorbuchtet, bin ich zu der Anschauung gekommen, dass eine derartige mechanische Wirkung des Mesoderms, soweit die Verhältnisse bei Acipenser das deutlich zeigen, nicht angenommen werden kann, da vor dem Auftreten der Einfaltung eine grössere Anhäufung von Bindegewebe an der betreffenden Stelle nicht statt hat und nach deren Auftreten das Mesoderm sich unzweifelhaft erst sekundär in der sich bildenden Ausbuchtung in grösserer Menge ansammelt. RÜCKERT[10] schliesst bei diesem Prozesse eine aktive Mitwirkung des Mesenchyms nicht direkt aus, sondern betrachtet diese aus verschiedenen Gründen sogar als wahrscheinlich, hält aber eine aktive Tätigkeit

VOL. 11 1930

des Epithelrohres für unumgänglich notwendig. Ich sehe die gestaltende Wirkung sowohl bei der Entwicklung des Spiraldarms als auch der Dünndarmschleife von Acipenser im Darmepithel selbst, das an den Stellen epithelialer Verdickung durch gesteigertes Wachstum und anschliessende Dickenreduktion Einbuchtungen, Falten- und Schlingenbildungen erzeugen kann. Es ist das ein Vorgang, der sich in seinen beiden ersten Formen unter gleichen Verhältnissen in ähnlicher Weise auch an der Körperoberfläche z. B. bei der Entwicklung des Medullarrohres, von Sinnesorganen abspielt, die wie z. B. das Gehörorgan, die Augen- resp. Linsen- und Riechanlage aus einer plakodenförmigen epithelialen Anlage durch Einbuchtung des Epithels entstehen, ohne dass irgendein von aussen wirkendes mechanisches Moment vorhanden wäre. Wie unabhängig diese Bildungsvorgänge von der Umgebung, abgesehen von dem Fehlen äusserer mechanischer Einwirkungen, sind, zeigen z. B. Versuche mit transplantierten Sinnesplakoden, die sich von ihrem Mutterboden exzidiert und transplantiert aus einer plakodenförmigen Bildung zu einer typischen Linsengrube und Linsenbläschen entwickeln. Hieraus kann man, soweit derartige Experimente Schlüsse auf den normalen Ablauf von Lebensvorgängen zulassen, folgern, dass die Sinnesplakode selbst, unabhängig von ihrer Umgebung, von dem Moment ihrer determinierten Entwicklung ab jene Wachstumspotenzen enthält, welche aus der Plakode die gruben- und schliesslich die bläschenförmige Sinnesorgananlage entstehen lässt.

Für die Deutung dieser Vorgänge bieten jene embryonalen Umbildungen eine gewisse Analogie, welche als Faltungsprozesse von Epithellamellen durch partielle Invagination aus dem Blastulastadium die Gastrulaform entstehen lassen. Schon ein Vergleich von Schnitten durch Blastula- und Gastrulastadien z. B. von Amphioxus mit Querschnitten durch frühe Anlagen des Spiraldarms, wie z. B. von Pristiurus (Rückert[10], Figg. 6, 7 und 9, und Kantorowicz[74], Figg. 4, 5, 6 und 7) und Ceratodus (Neumayer[19], Fig. 11) lässt die Formähnlichkeit beider Bildungen klar erkennen und es liegt nahe, für beide auch gleiche mechanische Faktoren bei ihrer weiteren Umformung anzunehmen. Für die mechanische Deutung der Gastrulation resp. die Invagination und ähnliche Faltungsprozesse haben Rhumbler[77], Bütschli[78] und Speck[79] Theorien und Untersuchungen mitgeteilt, welche in jeder Hinsicht auch für die Erklärung des anfangs runden und dann eingebuchteten Darmquerschnittes Anwendung finden können. Rhumbler[77] führt die sich bei diesen Einfaltungen abspielenden mechanischen Vorgänge entweder auf rein passive, durch äussere auf die Epithelien wirkende oder auf aktive Umformungen des Epithels zurück, welche durch Kräfte, in den Epithelien selbst gelegen, und schliesslich durch eine Kombination beider ausgelöst werden. Aus seinen theoretischen Überlegungen zieht Rhumbler[77] den Schluss, dass die Invagination einer Cöloblastula zu einer Cölogastrula ohne ein den Epithelien — hier den Entodermzellen — eigenes Einwanderungsstreben nicht

zustande kommen kann, wozu als unterstützende Faktoren ein differentielles Wachstum und Volumenabnahme der Blastocölflüssigkeit kommen. Alle drei Faktoren lassen sich sinngemäss auch für das Auftreten der auf dem Darmquerschnitt zu beobachtenden Einstülpung der Spiralfalte als Ursachen heranziehen.

Zwar konnte ich die von RHUMBLER[77] an der Invaginationsstelle beobachtete Umformung der epithelialen, keilförmigen Zellen der Blastula am Darm von Acipenser wegen der zu dieser Zeit unbestimmten Begrenzung der Zellen nicht mit Sicherheit feststellen, aber frühzeitig gerade an dieser durch verdicktes Epithel — für dessen Lokalisation und ursächliche Erklärung noch jede Unterlage fehlt — ausgezeichneten Stelle auftretende Mitosen weisen auf ein vermehrtes Wachstum hin. Die Zellen dieser auf dem Querschnitt als Plakode — über den ganzen Mitteldarm hin ausgedehnt als verdickter Epithelstreifen — erscheinende Einbuchtungsstelle unterscheiden sich vor und auch nach erfolgter Einbuchtung von den übrigen Darmepithelien durch die dunklere Färbung ihres Protoplasmas, das ärmer und früher von Dotterschollen frei ist als diese. Unzweifelhaft wird die intensive Zellvermehrung in und in nächster Nähe der zukünftigen Einbuchtungsstelle eine Stauchung und Ausbuchtung der anstossenden Darmwand bedingen können, wodurch die Einfaltung tiefer werden wird, ein Vorgang, welcher durch die fortschreitende Resorption des Dotters, analog der Verminderung der Blastocölflüssigkeit und aktives Wachstum unterstützt wird. Ich sehe demnach die Einfaltung der Darmwand vornehmlich durch im Epithel selbst gelegene mechanische Kräfte bedingt, wie bereits oben hervorgehoben wurde, ohne irgendeine Mitwirkung stärker angehäuften Mesoderms oder von Blutgefässen an der Aussenseite des Darmepithels.

Zugleich mit und nach dem Auftreten der bei Acipenser nur schwach entwickelten Längsfalte tritt die Spiralfalte in Erscheinung. Ob diese Längsfalte eine phylogenetisch ältere Bildung als die Spiralfalte ist in dem Sinne der bei Pytromyzon zu beobachtenden langgezogenen Darmfalte, soll hier nicht untersucht werden. Jedenfalls hat schon PARKER[32] auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen als phylogenetischen Ausgangspunkt für die Spiralklappe eine gerade verlaufende Darmfalte angenommen, eine Annahme, welche auch RÜCKERT[10] für wahrscheinlich hält und für die auch RABLS[9] Untersuchungen an Pristiurusembryonen sprechen, wenn sie auch als gerade verlaufende Falte bei Petromyzon vor der Drehung nicht besteht.

Die Spiralfalte ist jedenfalls da, wo ich sie wie bei einem 81 Stunden alten *Acipenser sturio* zuerst beobachtete, als eine gegen das Lumen des Darms an der Innenseite des Epithelrohres vorspringende Leiste zu finden, welche als Epithelverdickung zuerst im kaudalen Teil des Mitteldarms auftritt und hier annähernd anderthalb von links nach rechts gedrehte Touren beschreibt.

VOL. 11 1930

Bei einem um 6 Stunden älteren Stadium vom Stör (87 Stunden nach der Befruchtung) haben sich die Verhältnisse insofern geändert, als die Spiralfalte nunmehr zwei ganze von links nach rechts gedrehte Touren beschreibt. Die Spiralfalte ist auch in diesem Stadium durch eine an der Innenseite des Epithelrohres vorspringende Epithelverdickung bedingt. Auch hier besteht die oben erwähnte, an der Aussenseite des Darms verlaufende flache Furche RABLS[9] und RÜCKERTS[10] oral von der Spiralfalte als langgezogene Falte resp. Furche fort. Die Darmspirale gleicht in dieser Anordnung u. a. der Spiralfalte von Pristiurus, von Ceratodus in früheren Embryonalstadien, von Lepidosiren und fossilen Amphibien. Sie stellt einen charakteristischen Typus dar, dessen spezifisches Merkmal in der Konzentration der Spiraltouren an einem Pol zum Ausdruck kommt. Ich[30] habe diesen Typus als heteropolaren bezeichnet zum Unterschiede von dem amphipolaren, bei dem die Spiraltouren in gleicher Entfernung voneinander von einem Pol des Darms zum andern ziehen. Ich hebe hervor, dass der heteropolar angelegte Typus im Laufe der Entwicklung eine Umordnung in der Weise erfahren kann, dass die vermehrte Tourenzahl nach dem entgegengesetzten Pol verlagert wird oder dass überhaupt eine Umbildung des einen in den andern Typus statt hat, was auch die Untersuchung für Acipenser ergeben hat. Jedenfalls legt sich die Spiralfalte ebenso wie bei Acipenser auch bei andern Formen mit Spiraldarm zuerst im kaudalen Bereich an; das wurde für die Selachier von RÜCKERT[10] und KANTOROWICZ[74], für Ceratodus von mir[19] festgestellt, wobei auch hier das erste Auftreten der Falte durch eine Epithelverdickung zum Ausdruck kommt, welche, dem späteren Verlauf der Falte vollkommen entsprechend, in das Darmlumen vorspringt. Unter Verdünnung dieser Epithelverdickung bildet sich übereinstimmend mit ihrem Verlaufe eine von aussen sich einsenkende Furche, in der es s e k u n d ä r zu stärkerer Anhäufung des Mesoderms kommt.

Die oben erwähnte orale, langausgezogene Tour ist bis zum Stadium III (Tafelfig. III) bis auf eine kürzere orale Strecke verschwunden und an ihrer Stelle finden sich jetzt ziemlich gleichmässig hohe Touren der nunmehr tief einschneidenden Spiralfalte, welche 5½ Windungen beschreibt. Dieses Bild ändert sich auch in meinem ältesten Embryostadium (Tafelfig. V) nicht mehr, welches beim Stör 5 Touren aufweist und bereits dem ausgebildeten Zustande gleicht, dessen Spiraldarm, wie die Präparation eines ausgewachsenen *Acipenser sturio* zeigt, eine längere, oral auslaufende Windung aufweist, bis zu der die Touren sich in gleichmässiger Spirale erstrecken. Auf Grund dieses Bildes nähert sich der Spiraldarm von Acipenser mehr dem amphipolaren Typus, nachdem er eine embryonale heteropolare Form durchlaufen hat.

Hier wirft sich die für die Morphogenese des Spiraldarms entscheidende Frage über das Schicksal der oralwärts langausgezogenen Furche auf, wie

sie im Stadium der Tafelfigg. I und II beschrieben wurde: Geht diese Furche durch stärkere Drehung in die definitive, auch oral stark gewundene Spiralfalte über oder verschwindet sie vorher, so dass der orale Teil der Spiralfalte eine vollkommene Neubildung darstellt, die unabhängig von jener langausgezogenen oralen Tour entsteht.

Mit dieser Fragestellung ist unmittelbar das Problem einer wirklichen oder vorgetäuschten Drehung des Spiraldarms bei der Entwicklung verknüpft, wie es einerseits von RÜCKERT[10] in Form der wirklichen, anderseits von OPPEL[75, 76] durch Annahme einer infolge ungleichen Wachstums des Schleimhautepithels vorgetäuschten Drehung vertreten wird.

Bei der Annahme einer wirklichen Drehung des Spiraldarms zwischen zwei fixen Punkten setzt RÜCKERT[10] konsequenterweise voraus, dass die Drehung entweder durch eine gleichgrosse Gegendrehung oder durch eine Verschiebung der Darmepithelien an den Fixierungspunkten kompensiert werden muss. Für letzteren Vorgang spricht nach RÜCKERT[10] die Tatsache, dass bei Selachiern der zwischen Spiraldarm und fingerförmiger Drüse gelegene Darmabschnitt während der Entwicklung des Spiraldarms sein Lumen verliert, wobei auch die an dieser Stelle gelegenen Zellen ihre regelmässige radiäre Stellung einbüssen, so dass sie irregulär durcheinander liegen.

Bei Acipenser ist in der kritischen Zeit der Spiraldarmentwicklung im kaudalen Darmabschnitt weder ein Verschluss des Darms noch eine Störung in der Anordnung der Epithelzellen zu finden; es erscheint zudem zweifelhaft, ob der Verschluss des Darmlumens zu einem soliden Strang nur im obigen Sinne gedeutet werden kann. GASSER[80] und MINOT[81] haben nämlich nachgewiesen, dass z. B. auch beim Hühnchen in einer bestimmten Embryonalperiode ein kompletter Verschluss am Darmende auftritt. Da beim Huhn weder ein Spiraldarm existiert noch auch die Schlingenbildung zu dieser Zeit eingesetzt hat, müssen hier andere Ursachen für die Obliteration wirksam sein, die wohl auch für den häufig beobachteten Verschluss des Vorderdarms Geltung haben.

Im Bereiche des sogenannten Faltendarms habe ich allerdings bei Acipenser das Auftreten von Falten beschrieben (S. 59 u. a. O.), welche von rechts nach links gedreht, also entgegengesetzt der Drehung der Spiralfalte, verlaufen. Diese Falten treten aber spät, n a c h Abschluss der Spiraldarmentwicklung in einem voluminösen, dotterreichen Darmabschnitt auf, so dass ein ursächlicher Zusammenhang zwischen ihrem Auftreten und der Genese des Spiraldarms ausgeschlossen erscheint in dem Sinne, dass sie die Drehung des letzteren aufnehmen und kompensieren. Dass auch im kaudalen Abschnitt des Mitteldarms hinter dem Spiraldarm bei Acipenser eine Gegendrehung nicht besteht, das zeigen alle einschlägigen Stadien einwandfrei vor allem auch dadurch, dass das Ende des Spiraldarms direkt und unvermittelt in die immer gleichmässig longitudinal verlaufenden Falten übergeht, welche den

VOL. 11 1930

relativ kurzen Enddarm schon frühzeitig charakterisieren. Würde tatsächlich am kaudalen Ende des Mitteldarms eine wirkliche Drehung des Darmrohres erfolgen, so wäre ein allmähliches Auslaufen der letzten Spiralwindung in die Falten des Enddarms und damit auch eine Krümmung dieser als notwendige mechanische Forderung zu erwarten.

Nachdem so ein bündiger Beweis für eine wirkliche Achsendrehung bei der Entwicklung des Spiraldarms von Acipenser fehlt, wäre die von OPPEL[75, 76] aufgestellte Theorie, dass ungleiches Wachstum des Epithels für die Deutung dieses Vorganges angenommen werden müsse, zu prüfen. OPPEL[75, 76] nimmt für alle Oberflächenbildungen der Schleimhaut des Darmkanals als erste Ursache ein ungleiches Wachstum des Epithels an und sieht in ihm das formierende Element, welches die andern Teile der Schleimhaut verdrängt oder dem sie nachwachsend folgen. Dass eine solche spiralige Drehung eines Rohres, das oben und unten fixiert ist, tatsächlich erfolgen kann, suchte OPPEL (l. c.) an einem Modell aus Modellierton zu beweisen, an dem er die Spiralfalte nur durch Druck mit dem Finger oder mit einem Modellierholz ohne jede Drehung und Gegendrehung zur Anschauung bringen konnte. Dass ein derartiger Vorgang tatsächlich möglich ist, darüber habe ich mich selbst an einem gleichen Modelle überzeugt, und dass er bei Acipenser im oralen Teil die Spiralfalte aus der langgestreckten Tour durch Wanderung ihres Epithels zu einer stärker gedrehten Spiralfalte formiert, glaube ich aus den zahlreichen Mitosen schliessen zu können, welche nicht nur in dem Epithel der Falte selbst, sondern auch an deren Basis an den Seiten zu beobachten sind. Dass übrigens beide Vorgänge, die wirkliche und die vorgetäusche Achsendrehung, zugleich wirksam sein können, habe ich[19] gegen OPPEL[76] hervorgehoben und darauf hingewiesen, dass ontogenetische Vorgänge nicht immer mit Bestimmtheit in einer gewissen Richtung gedeutet werden können. Einen überzeugenden Beweis hierfür erbringt die nachfolgend mitgeteilte experimentelle Untersuchung. Schon vor einigen Jahren hatte ich an der Zoologischen Station in Neapel Gelegenheit, an Selachierembryonen die gegenseitige Beeinflussung von Darmwachstum einerseits und Grösse sowie Form der Leibeshöhle andererseits experimentell zu prüfen. Ich öffnete durch einfachen Längs- und Querschnitt oder durch Fensterung die Bauchwand und konnte solcherart operierte Embryonen von Torpedo und Scyllium annähernd dem Entwicklungsgrade der Stadien A—C RÜCKERTS[10] entsprechend einige Zeit am Leben erhalten. Es war diese Zeit zu kurz und die Zahl der mir zur Verfügung stehenden Embryonen zu klein, um die Methodik auszuarbeiten und ein sicheres Urteil über die Ergebnisse zu erzielen. Ich nahm den Versuch an leichter zu beschaffendem Materiale, und zwar an *Rana temporaria* wieder auf, deren Darmspirale als Doppelspirale zwar anders als der Spiraldarm der Selachier gebaut ist, doch dieselben mechanischen Bedingungen in bezug auf Wachstum

und Leibeshöhle aufweist wie dieser. Die Operation wurde in der gleichen Weise wie oben bei den Selachiern ausgeführt, und zwar an Embryonen, welche ihrem Entwicklungsgrade nach ungefähr den von REUTER[82] in den Figg. 7 und 8 abgebildeten Stadien entsprachen. Es gelang mir, derart operierte Embryonen bis zur vollkommen entwickelten Darmspirale zu züchten und bei einem Vergleich mit Kontrolltieren festzustellen, dass sich die frei in der Bauchhöhle der operierten Tiere entwickelte Darmspirale meist in keiner Weise von jener der Kontrolltiere unterschied. Damit ist jedenfalls der Beweis erbracht, dass sich bei *Rana temporaria* die Darmspirale unabhängig von der umgebenden Bauchwand in typischer Weise entwickeln kann. Dass das Mesenterium, welches natürlich nicht durchtrennt werden konnte, bei der Bildung der Darmspirale vom Frosch keinen wesentlichen Einfluss ausübt, ergibt sich aus seiner Zartheit, auf die auch REUTER[82] bei den Mesenterialgebilden von *Alytes obstetr.* hinweist.

VOL. 11 1930

Diese für die Mechanik der Spiraldarmentwicklung eines Anuren wichtigen Befunde können trotz des verschiedenen Typus des Darms auch als für die Selachier und Ganoiden gültig angenommen werden. Von Bedeutung erscheinen im Zusammenhange mit diesen Ergebnissen Beobachtungen über das Wachstum der Leibeshöhle von Acipenser vor, während und nach Ablauf der Spiraldarmentwicklung. Die graphische Rekonstruktion der Bauchhöhlen dieser drei Stadien ergibt, dass die Ausdehnung der Bauchhöhle während dieser Periode fast stationär bleibt, so dass das Wachstum des Darms in jeder Richtung stark behindert sein muss. Dass sich nun bei der einen Wirbeltierklasse der Darm in Schlingen, bei der andern in Spiraltouren oder in eine Kombination beider legt, Entwicklungsvorgänge, welche sich immer in genau derselben Weise — selbst bei geöffneter Bauchhöhle — abspielen, dafür können nur bestimmte gesetzmässige Faktoren wirksam sein, welche, wie schon ausgeführt, in der Darmwand selbst, und zwar im Epithel derselben, gelegen sein müssen. Wie die ungleiche Schichtung des Darmepithels zu einer Einbuchtung führt, welche über den ganzen Darm ausgedehnt zu einer Furche wird, ebenso bildet dieselbe Epithelverdickung und die aus ihr entstandene Falte den Ausgangspunkt für die Spiraldarmentwicklung. Im kaudalen Teil bei Acipenser schon in frühen Stadien stärker spiralig gedreht als im oralen bildet sie hier, wie oben ausgeführt, zuerst eine langgezogene spiralige Verdickung, dann Einfaltung des Epithels. Diese orale Falte wird in transversaler Richtung gleichsinnig von links nach rechts verschoben und damit spiralig gewunden, was ich durch aktive Epithelwanderung im Sinne OPPELS[84, 85, 86] sowie im Epithel selbst gelegene Zug- und Druckwirkungen erkläre, worauf, wie oben erwähnt, die ungleich verteilten, namentlich an der Basis und in der Falte selbst gelegenen Mitosen hinweisen. Dass derartige Dickendifferenzen praktisch und theoretisch für

die Erklärung des Auftretens von spiraligen Windungen und Drehungen schon früher herangezogen wurden, beweisen die Untersuchungen von SARASIN[83], REUTER[82] und SPECK[79].

REUTER[82] sieht bei dem dotterreichen holoblastischen Ei von *Alytes obstetricans* die letzte Ursache der Spiraldarmbildung neben dem Längenwachstum in Spannungszuständen der Darmwand, welche durch ungleichmässige Verteilung der noch nicht resorbierten Dottermasse infolge exzentrischer Lagerung derselben an der ventralen Darmwand hervorgerufen werden. Die grossen Dotterzellen werden bei der Teilung eine stärkere Oberflächenvergrösserung bedingen als die gegenüberliegenden kleineren, weiter differenzierten Darmepithelien, wodurch es zu einer Spiralkrümmung des Darmrohres kommen muss. Ein ähnlicher Vorgang unter gleichen mechanischen Bedingungen liegt der Entwicklung der Darmspirale von *Ichthyophis glutinosus* zugrunde, wo P. und F. SARASIN[83] am Darmkanal eine dünnere dorsale und eine dickere ventrale, hauptsächlich aus Dotter bestehende Wand unterscheiden, die sich in charakteristischer Weise ähnlich wie bei Alytes in Spiralwindungen aufrollt. P. und F. SARASIN[83] fassen die Windungen und Drehungen des Dotters hier nicht als Aufrollung des Darms auf, sondern suchen die mechanische Ursache in Spannungserscheinungen des Dotters selbst, d. h. in der Darmwand. Es bestehen auch hier Unterschiede in der Wandstärke des Darms, welche auch bei den Ganoiden und Selachiern zu beobachten sind und SPECK[79] veranlassten, die Entstehung von Spiralbildungen experimentell an Gelatineröhren und -stäben nachzuahmen und zu prüfen, durch welche mechanischen Bedingungen diese Gebilde zustande kommen. Er schliesst aus seinen Versuchen, dass eine aktiv entstehende Falte die spiralige Aufwindung des Selachierdarms nicht veranlassen könne und dass zu bezweifeln sei, ob die beschriebene Längsfalte aktiv entstehe, so dass nach SPECK[79] die Spiralfalte des Selachierdarms allem Anschein nach passiv bei der spiralen Aufwindung des Endteiles des Darms zustande kommt, die durch das starke Längenwachstum und die Umhüllung durch den Peritonealschlauch bedingt werde; er deutet sie demnach im Sinne RÜCKERTS[10] als wirkliche und nicht vorgetäuschte Drehung des Darms.

Nach Auftreten der spiraligen Einbuchtung des Darmrohres schliesst das als Einrollung bezeichnete Auswachsen der Einbuchtung am freien Rande bei Acipenser an, wie es von RÜCKERT[10] bei Selachiern und von mir[19] bei Ceratodus beschrieben wurde. Dieses gesteigerte Transversalwachstum des Darms kommt in der grösseren Anzahl der Mitosen sowohl in der Falte als auch an deren Basis zum Ausdruck. Mit der Einrollung ist bei Acipenser keine Vermehrung der Spiraltouren verbunden: sie haben zu diesem Zeitpunkt ihre Höchstzahl erreicht und die Vergrösserung der Darmoberfläche erfolgt nunmehr ausschliesslich durch Zunahme des Querdurchmessers.

Relativ spät, wenn die Bildung der Darmspirale abgeschlossen ist, tritt dann bei Acipenser mit fortschreitender Dotterresorption im Faltendarm die Darmschleife auf, die zu einer weiteren Vergrösserung der Darmoberfläche führt. Auch ihr Auftreten muss, abgesehen von einem vielleicht vom Spiraldarm ausgelösten mechanischen Einfluss im wesentlichen durch im Darme selbst gelegene Ursachen erklärt werden. Das gleiche gilt auch für das weitere Wachstum der Schleife, wobei sie den dicht der Bauchwand anliegenden Darm von dieser abdrängt, ohne selbst durch irgendwelche von aussen einwirkende Kräfte in ihrem Vordringen unterstützt zu werden.

Bei Beschreibung der Darmentwicklung von Ceratodus habe ich[19] darauf hingewiesen, dass die Schlingenbildung des Darms phylogenetisch als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten sei, welche zu immer grösserer Ausbildung gelange, je höher die betreffende Gruppe im Tierreich stehe. Hand in Hand mit dieser Erscheinung geht eine Reduktion des Spiraldarms einher, oder, wie GEGENBAUR[59] es ausdrückt, mit der Zunahme der Darmlänge muss die ursprüngliche Bedeutung der Spiralfalte verloren gehen, was bei Amia und Lepidosteus erfolge, wo neben einer gut entwickelten Darmschlinge nur noch die letzten Windungen der Klappe erhalten sind. Einen früheren, primitiveren Zustand würde dann Acipenser repräsentieren, wo noch eine grössere Anzahl von Windungen der Spiralfalte bestehen, denen aber schon ein spiralfaltenfreier, in eine Schlinge gelegter Abschnitt des Mitteldarms vorausgeht. Diese Form des Spiraldarms wäre phylogenetisch jünger als der z. B. bei Ceratodus bestehende Typus, wo sich die Spiralklappe im vordern Bereich des Mitteldarms findet; eine phylogenetisch jüngere Form als Ceratodus würden dann einige Selachier und Lepidosiren darstellen, bei welchen die Mehrzahl der Spiraltouren an das Ende des Darms verschoben ist, während sich oral eine langgezogene Windung oder eine klappenfreie Strecke, die sogenannte *Bursa Entiana*, anschliesst.

Solche auf den Enddarm beschränkte Spiralfaltenbildungen habe ich[88] auch bei fossilen Knochenfischen mit Sicherheit nachweisen können und sie sind auch bei rezenten Formen, z. B. den Clupeiden, bekannt. Ich halte sie auch hier für echte und nicht für Pseudo-Spiralfalten (vgl. JACOBSHAGEN[88]), wofür nicht vergleichend-histologische Untersuchungen allein, sondern die Ontogenese mit Einschluss der vergleichenden Anatomie fossiler Formen, auf deren Vernachlässigung JAEKEL[69] mit Recht hinweist, die Entscheidung bringen können.

Nach Abschluss der Arbeit erschien im Anatom. Anz. Bd. 66 von W. WASSNEZOW eine vorläufige Mitteilung „Zur Frage über die Morphologie der Schwimmblase". Durch diese an Elasmobranchern und Ganoiden ausgeführten Untersuchungen erfahren meine oben mitgeteilten Befunde bei Ganoiden eine wertvolle Bestätigung. WASSNEZOW konnte sowohl bei Elasmo-

VOL. 11 1930

branchern als auch bei Ganoiden hinter den letzten Kiemenspalten Ausstülpungen des entodermalen Epithels feststellen, welche er als Rudimente von Kiemenspalten deutet. Sie bilden bei *Acipenser stellatus* mit eben durchbrochenen 5. Kiemenspalten hinter diesen am Darmdache einen lateralen Auswuchs, der sich in der Folge in einen dorsalen und ventralen Abschnitt sondert. Zwischen diesen dorsalen Ausstülpungen tritt eine gleiche unpaare auf, welche nach WASSNEZOW bei Elasmobranchern als eine aus zwei Anlagen hervorgegangene, also ursprünglich mit grosser Wahrscheinlichkeit paarige Bildung betrachtet werden kann.

Diese dorsalen und ventralen Epithelverdickungen wachsen im Laufe der Entwicklung in Epithelfalten aus, so dass auf dem Ösophagus drei Falten auf der dorsalen und zwei auf der ventralen Wand entlang ziehen, zwischen welchen im Laufe der Entwicklung noch sekundäre Falten auftreten. Nur die mittlere, in eine Falte ausgezogene Ausstülpung bildet nach WASSNEZOW bei *Acipenser stellatus* den Ursprung der Schwimmblase, die nach meinen Untersuchungen bei *Acipenser sturio* und *ruthenus* aus einer Vereinigung von lateralen und medianen Falten entsteht. Es wären demnach nach meinen obigen Ausführungen die Verhältnisse, wie sie sich bei der Genese der Schwimmblase von *Acipenser stellatus* zeigen, die ursprünglicheren: die laterale Verlagerung der Wachstumsbasis der Schwimmblase hat hier noch nicht begonnen. Auch auf die Bedeutung dieser Falten als regelmässig auftretende Bildungen bei Fischen, Amphibien und Reptilien verweist WASSNEZOW, von denen eine ventrale bei Ceratodus die Lungenanlage bildet.

Wenn WASSNEZOW auf Grund dieser Befunde vermutet, „dass aus den reduzierten hinteren Kiemenspalten der Vorfahren der Fische sich Reihen dorsaler und ventraler Ausstülpungen entwickelt haben", welche die längsverlaufenden Ösophagusfalten bildeten, so kann ich ihm auf Grund meiner eigenen Anschauungen nur beistimmen. Ich bin aber im Gegensatz zu WASSNEZOW der Meinung, dass die aus einer ventralen Ösophagusfalte entwickelte Lunge der Dipnoer auf Grund ihrer Ontogenese wohl mit der Schwimmblase der Fische in gewissem Sinne homologisiert werden kann, da beide aus hinteren Kiemenspaltenderivaten ihren Ursprung nehmen, die eine allerdings aus dorsalen, die andere aus ventralen, wobei ich die vielfach zu beobachtende Verlagerung der Schwimmblase lateralwärts als sekundäre Verschiebung durch Verlagerung der Wachstumsbasis vom medianen in das laterale Faltengebiet deute (vgl. S. 122 meiner Zusammenfassung der Ergebnisse).

LITERATUR.

1. MÜLLER, J., Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abhandl. Berl. Akad. Wiss. Math.-Phys. Klasse. 1843.
2. SALENSKY, W., Recherches sur le développement du sterlet (Acipenser ruthenus). Arch. Biol. Vol. 2. 1881.

3. Balfour, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Ausgabe. Bd. 2. Jena 1881.
4. Kupffer, C. v., Über die Entwicklung von Milz und Pancreas. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. 8. 1892.
5. — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 1. Heft. Die Entwicklung des Kopfes von Acipenser sturio an Medianschnitten untersucht. Lehmann. München 1893.
6. Nicolas, A., Recherches sur le développement du pancréas, du foie et de la rate chez le sterlet. Arch. Biol. Bd. 20. 1903.
7. Dean Bashford, On the larval development of Amia calva. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Bd. 9. 1896.
8. Piper, H., Die Entwicklung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pancreas und Milz bei Amia calva. Arch. Anat. Entwickg. Suppl.-Bd. 1902.
9. Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. 19. 1893.
10. Rückert, J., Über die Entwickelung des Spiraldarms bei Selachiern. Arch. Entwicklungsmech. Organismen. Bd. 4. 1896.
— Spiraldarmentwicklung von Pristiurus. Verh. Anat. Ges. 1896.
11. Peter, K., Betrachtungen über die Furchung und die Dotterverarbeitung bei den Wirbeltieren. Zeitschr. Anat. Entwickg. Bd. 63. 1922.
12. Redeke, H., Die sogenannte Bursa Entiana der Selachier. Anat. Anz. Bd. 17. 1900.
13. Kerr, J. G., The external features in the development of Lepidosiren Paradoxa Fitz. Phil. Transact. R. Soc. London. Vol. 192. 1900.
14. Maksutow, J. Ch., Einige Befunde zur Entwicklung der Schwimmblase des Sterlets. Anat. Anz. Bd. 62. 1926.
15. Rauther, M., Die Syngnathiden des Golfes von Neapel. Fauna e Flora del Golfo di Napoli. 30a Monographia. 1925.
16. Makuschok, M., Über genetische Beziehung zwischen Schwimmblase und Lungen. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. Bd. 44. 1913.
17. — Zur Frage über die phylogenetische Entwicklung der Lungen bei den Wirbeltieren. Vorläufige Mitteilung Anat. Anz. Bd. 39. 1911. Bd. 42. 1912.
18. Hochstetter, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der europäischen Sumpfschildkröte (Emys lutaria Marsili). 2. Die ersten Entwicklungsstadien der Lungen und die Bildung der sogenannten Nebengekröse. Denkschr. Math.-Naturw. Kl. K. Akad. Wiss. Bd. 84. 1908.
19. Neumayer, L., Die Entwicklung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pancreas bei Ceratodus Forsteri. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. I. G. Fischer. Jena 1904. Jena. Denkschr. Bd. 4.
20. Greil, A., Entwicklungsgeschichte des Kopfes und Blutgefässystems von Ceratodus forsteri. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. I. G. Fischer. Jena 1913. Jena. Denkschr. Bd. 4.
21. Corning, H. K., Beiträge zur Kenntnis der Wundernetzbildung in den Schwimmblasen der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. 14. 1888.
22. Moser, F., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. Bd. 23. 1903.
23. — Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase. Arch. Mikr. Anat. Bd. 63. 1904.
24. Weber, A., Les premiers stades du développement de la vessie natatoire chez les Lophobranches. Compt. Rend. Assoc. Anat. 1906.

VOL. 11 1930

25. Weber, A., L'origine de la vessie natatoire chez les Lophobranches. Bibliogr. anat. Vol. 15. 1906.
26. Hopkins, G. S., On the enteron of American Ganoids. Journ. Morph. Vol. 11. 1895.
27. Cuvier, G. D., Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Uebersetzt von Meckel. 1810.
28. Meckel, H., System der vergleichenden Anatomie. 1829.
29. Jacobshagen, J., Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. Teil III. Über die Appendices pyloricæ, nebst Bemerkungen zur Anatomie und Morphologie des Rumpfdarmes. Jenasche Zeitschr. Naturw. Bd. 53. 1914—1915.
30. Neumayer, L., Die Koprolithen des Perms von Texas. Palæontograph. Bd. 51. 1904.
31. Mayer, P., Über den Spiraldarm der Selachier. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. 12. 1897.
32. Parker, F. J., On the intestinal Spiral Valve in the genus Raja. Transact. Zool. Soc. London. Bd. 11. 1880.
33. Marshall, A. M., and Hurst, C. H., Junior Course of Practical Zoology. London 1895.
34. Kerr, J. G., The development of Polypterus Senegalus Cuv. by J. Graham Kerr, University of Glasgow. Scient. Papers Univ. Press. Cambridge. Budgett Memorial Vol. 1907.
35. Ballantyne, F. M., Air-Bladder and Lungs: A Contribution to the Morphology of the Air-Bladder of Fish. Transact. R. Soc. Edinburgh. Vol. 55. P. II. 1927.
36. Leydig, F., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
37. Gegenbaur, C., Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874.
38. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. Leipzig 1901.
39. Moreau, C., Histoire Naturelle des Poissons de la France. Bd. I. Paris 1881.
40. Jacobshagen, E., Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. Teil II. Jenasche Zeitschr. Naturw. Bd. 20. 1913.
41. Kellicott, W. E., The development of the vascular and respiratory systems of Ceratodus. Mem. New-York Acad. S. Vol. 2. 1905.
42. Baer, K. E. v., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische nebst Anhang über die Schwimmblase. Leipzig 1835.
43. Götte, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
44. — Über den Ursprung der Lungen. Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontog. Bd. 21. 1905.
45. Spengel, J. W., Über Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904.
46. Wiedersheim, R., Über das Vorkommen eines Kehlkopfes bei den Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. Zool. Jahrb. Suppl.-Bd. 7. 1904.
47. Sewertzoff, N. A., Die Faktoren der progressiven Entwicklung der niederen Wirbeltiere. Revue Zool. Russe. Vol. 4.
48. Greil, A., Über die Anlage der Lungen sowie der ultimobranchialen (postbranchialen, suprapericardialen) Körper bei anuren Amphibien. Anat. Hefte. Abt. I. Bd. 29. 1905.
49. — Bemerkungen zur Frage nach dem Ursprung der Lungen. Anat. Anz. Bd. 26. 1905.
50. Fol, Étude d'un embryon humain. Rec. Zool. Suisse. Bd. 1. 1884.
51. Kastschenko, Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1887.
52. Weber, A. et Buvignier, A., Les premières phases du développement de l'appareil pulmonaire chez le canard. Compt. Rend. Soc. Biol. T. 55. 1903.

53. Weber, A., et Buvignier, A., Les premières phases du développement de l'appareil pulmonaire chez Miniopterus Schreibersii. Note préliminaire. Bibl. anat. T. 12. 1903.
54. — Les premières phases du développement du poumon chez les embryons du poulet. Compt. Rend. Soc. Biol. T. 55. 1903.
55. — La signification morphologique de l'ébauche pulmonaire chez les vertébrés. Compt. Rend. Soc. Biol. T. 55. 1903.
56. — L'origine des ébauches pulmonaires chez quelques vertébrés supérieurs. Bibliogr. Anat. T. 12. 1903.
57. Marcus, H., Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. I. Über das Schlundspaltengebiet. Arch. Mikrosk. Anat. Entwickg. Bd. 71. 1908.
58. — Lungenstudie VII. Über die Paarigkeit der Polypteridenglottis. Morph. Jahrb. Bd. 60. 1928.
59. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. 2. W. Engelmann. Leipzig 1901.
60. Greil, A., Über die Entstehung der Kiemendarmderivate von Ceratodus F. Verhandl. Anat. Ges. 20. Vers. Rostock 1906.
61. Oppel, A., Atmungsapparat. Anat. Hefte. II. Abt. Bd. 14. 1904.
62. Kudrjaschoff, B. A., Zur Frage des Baues der Schwimmblase von Pseudoscaphirhynchus kaufmanni (Bogdanov). Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. Bd. 62. 1926.
63. Boas, E. V., Ueber den Conus arteriosus und die Aortenbögen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 7. 1881.
64. Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Morph. Jahrb. Bd. 10. 1885.
65. Semon, R., Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Heft 3. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ceratodus Forsteri. G. Fischer. Jena 1903.
66. Bumiller, O. E., Beschreibung von Wachsmodellen der Glottisregion von Polypterus bichir. I. Teil. Anat. Anz. Bd. 66. 1928.
67. Günther, A., Description of Ceratodus, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered in rivers of Queensland. Philos. Transact. R. Soc. London. Vol. 161. 1871/72.
68. Rauther, M., Zur Kenntnis der Polypteridenlunge. Anat. Anz. Bd. 55. 1922.
69. Jaekel, O., Die Atemorgane der Wirbeltiere in phylogenetischer Beleuchtung. Zool. Anz. Bd. 70. 1927.
70. Göppert, E., Die Entwicklung des Pancreas der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. 20. 1893.
71. Stöhr, Ph., Die Entwicklung von Leber und Pancreas der Forelle. Anat. Anz. Bd. 8. 1893.
72. Laguesse, Développement du pancréas chez les poissons osseux. Journal de l'Anat. et de la Physiol. T. 30. 1894.
73. Marcus, H., Zur vergleichenden Anatomie der Lungen. Verh. Anat. Ges. 36. Vers. Kiel 1927.
74. Kantorowicz, R., Über Bau und Entwicklung des Spiraldarmes der Selachier. Zeitschr. Naturw. Bd. 70. 1897.
75. Oppel, A., Verdauungsapparat. Anat. Hefte. Abt. II. Bd. 6. 1896.
76. — Verdauungsapparat. Ibidem. Bd. 14. 1904.
77. Rhumbler, L., Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges insbesondere der Invagination. Eine entwicklungsmechanische Studie. Arch. Entwick.-Mech. Organ. Bd. 14. 1902.

VOL. 11 1930

78. Bütschli, O., Bemerkungen über die Anwendbarkeit des Experiments in der Entwicklungsmechanik. Arch. Entw.-Mech. Organ. Bd. 5. 1897.
79. Speck, J., Differenzen im Quellungszustand der Plasmakolloide als eine Ursache der Gastrulainvagination sowie der Einstülpungen und Faltungen von Zellplatten überhaupt. Kolloidchem. Beihefte (Ergänzungs-Heft zur Kolloid-Zeitschr.). Bd. 9. 1918.
80. Gasser, E., Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. Anat. Entwg. 1880.
81. Minot, Ch. S., On the solid stage of the large intestine in the chick with a note on the ganglion coli. Journ. Bost. Soc. Med. Science. Vol. 4. 1900.
82. Reuter, K., Über die Entwicklung der Darmspirale bei Alytes obstetricans. Anat. Hefte. Bd. 13. 1900.
83. Sarasin, P. und F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—1886. Kreidel. Wiesbaden 1887—1893.
84. Oppel, A., Über aktive Epithelbewegung. (Kurzgefasste Mitt.) Anat. Anz. Bd. 40. 1912.
85. — Kausalmorphologische Zellenstudien. 5. Mitt. Die aktive Epithelbewegung, ein Faktor beim Gestaltungs- und Erhaltungsgeschehen. Arch. Entwick.-Mech. Organ. Bd. 35. 1912.
86. — Demonstration der Epithelbewegung im Explantat von Froschlarven. Anat. Anz. Bd. 45. 1913.
87. Neumayer, L., Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Darmkanal fossiler Fische. Abhandl. Bayr. Akad. Wiss. Math.-Phys. Kl. Bd. 29. 1919.
88. Jacobshagen, R., Zur Morphologie des Spiraldarms. Anat. Anz. Bd. 48. 1915.

TAFELERKLÄRUNG.

TAFEL I.

Fig. I. Plattenmodell der Darmanlage eines *Acipenser sturio* 87 Stunden nach der Befruchtung. Grenze zwischen Darmentoderm (schwarz) und Dotter durch die Linie *de* bezeichnet. Vergr.: 23,4 ×. Stadium I.

Fig. II. Plattenmodell der Darmanlage eines *Acipenser sturio* 137 Stunden nach der Befruchtung. Darmdottergrenze wie in Fig. I. Vergr.: 31,2 ×. Stadium II.

Fig. III. Plattenmodell der Darmanlage eines *Acipenser sturio* 7½ Tage nach der Befruchtung. Vergr. 21,9 ×. Stadium III.

Fig. IV. Plattenmodell der Darmanlage eines *Acipenser sturio* 10 Tage 14 Stunden nach der Befruchtung. Vergr.: 27,6 ×. Stadium IV.

TAFEL II.

Fig. IV a. Plattenmodell des vordern Abschnittes des Faltendarms mit Pancreasanlage des Stadiums IV von der Dorsalseite. Vergr.: 40,6 ×. Stadium IV.

Fig. IV b. Vorderansicht des Plattenmodells Stadium IV. Vergr.: 48,6 ×. Stadium IV.

Fig. V. Plattenmodell der Darmanlage eines *Acipenser sturio* 26 Tage nach der Befruchtung. Vergr.: 22,4 ×. Stadium V.

Fig. V c. Plattenmodell der Leberanlage des Stadiums V von der Ventralseite. Vergr.: 45,5 ×. Stadium V.

Fig. V d. Schematische Wiedergabe des Ösophagus, der Magenschleife und des vordern Mitteldarms des Stadiums V.

Fig. VI. Plattenmodell der hintern Kiemendarm- und vordern Ösophagusregion von *Acipenser sturio* 137 Stunden nach der Befruchtung. Vergr.: 62,4 ×.

TAFEL III.

Fig. V a. Teilansicht des Plattenmodells Fig. V, den Ösophagus, Magenschleife und anschliessenden vordern Abschnitt des Mitteldarms von der Dorsalseite zeigend. Vergr.: 42,6 ×. Stadium V.

Fig. V b. Dieselbe Teilansicht von der Ventralseite gesehen. Vergr. 42,6 ×. Stadium V.

Fig. VII. Plattenmodell des Vorderdarms — von der letzten Schlundtasche bis in die Kardiaregion — von *Acipenser ruthenus* 580 Stunden nach dem Ausschlüpfen. Vergr. 39 ×.

TAFEL IV.

Fig. VIII. Plattenmodell des Vorderdarms — von der letzten Schlundtasche bis in die Kardiaregion — von *Acipenser ruthenus* circa 2 ½ Monate nach dem Ausschlüpfen. Vergr. 43 ×.

Fig. IX. Plattenmodell des Vorderdarms — von der letzten Schlundtasche bis in die Kardiaregion — von *Acipenser ruthenus* 1060 Stunden alt. Vergr.: 60,5 ×.

TAFEL V.

Fig. X. Eventrierter Darmsitus eines erwachsenen Störs von der Ventralseite gesehen. ¼ nat. Grösse.

Fig. XI. Derselbe Darmsitus von der Dorsalseite gesehen. ¼ nat. Grösse.

Fig. XII. Darmsitus eines ausgewachsenen Störs; Leibeshöhle von der Ventralseite geöffnet. ½ nat. Grösse.

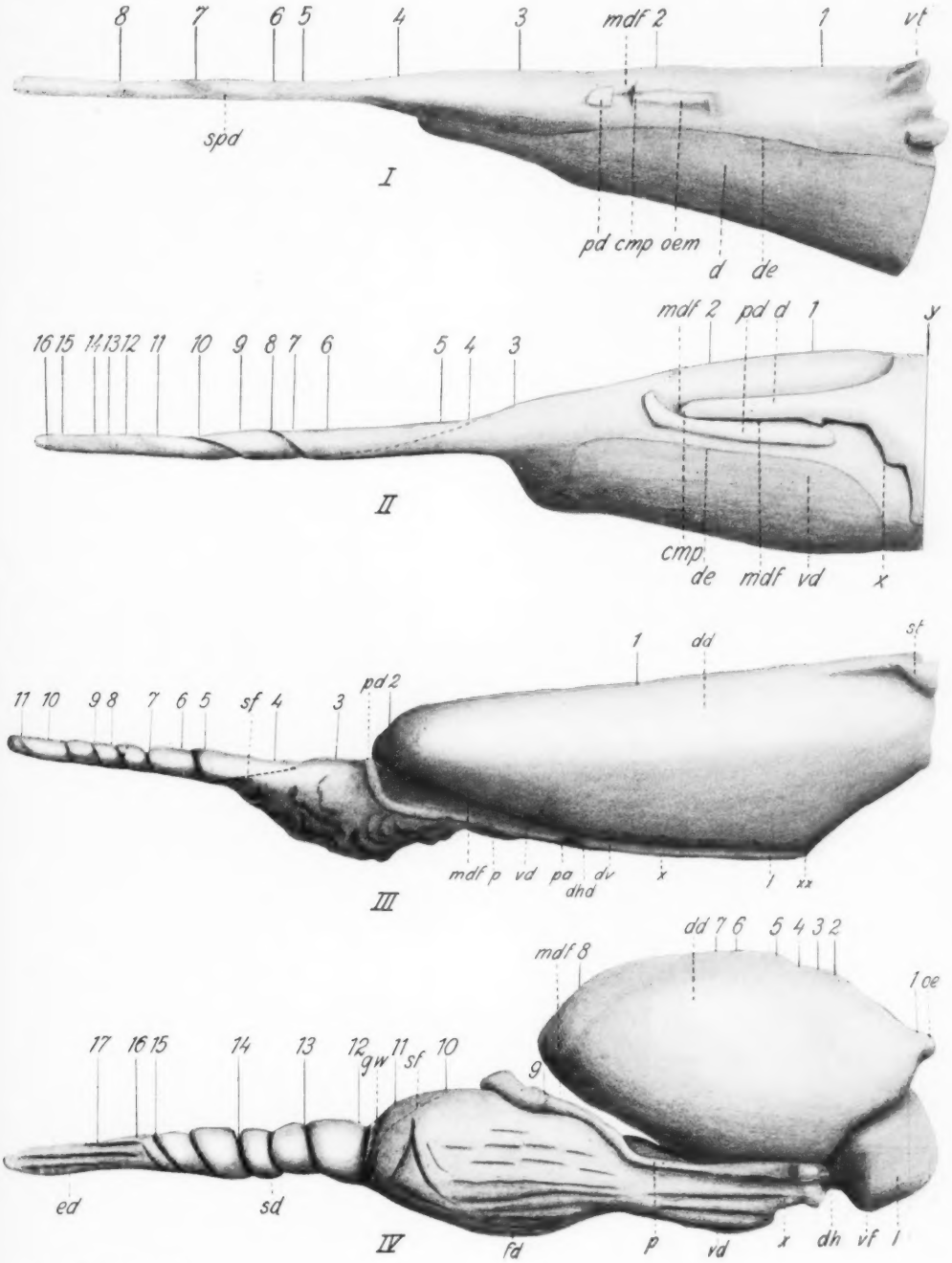
Die Textfiguren wurden von mir mit dem ABBÉschen Zeichenapparat gezeichnet; die Photographien Figg. 59 und 60 sind von Prof. H. MARCUS aufgenommen.

FIGURENBEZEICHNUNG.

a Arterie.
an After.
ap Appendices pyloricæ oder Appendixdarm.
c Kardia, Kardiaabschnitt des Magens.
cl Kloake, After.
Ch oder *ch* Chorda.
cmp kaudaler Magenpol.
cn Canalis neurentericus.
d epithelialer Darm, Darm.
dc Ductus cysticus.
dd dorsaler Darm.
De Dotterentoderm.
de Dotterentodermgrenze.
dch und *ch* Ductus choledochus.
dl dorsale Lippe.
den Dotterentoderm.
dhd und *dhs* rechter, linker Ductus hepaticus.
dm dorsales Mesenterium.
dh Lebergang.
do Dotter.
dp Ductus pancreaticus oder Ductus pneumaticus.
dp_1 und dp_2 Pankreasausführungsgänge.
dq Darmquergefäss, Darmringgefäss.
ds Darmserosa.
dv Darmvene.
Dv Dottervene.
ed Enddarm.
fd Faltendarm, Zwischendarm.
G Geruchsorgan.

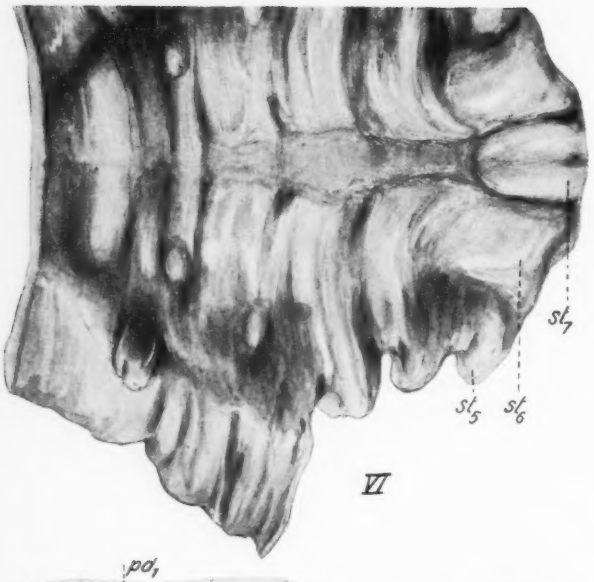
VOL. 11 1930

gg Glandulæ gastricæ.
H Hirn.
He Herz.
kd Kiemendarm.
Kh Kopfhöhle.
l Leber, Lebergang.
lf Leberfurche.
ll linker Leberlappen.
lp linker Schenkel des Pankreas.
lr rechter Leberlappen.
M Mundbucht.
m und *mg* Magen.
mbc kaudaler Magenbogen.
mbo oraler Magenbogen.
md Mitteldarm.
mdf, mf Mitteldarmfalte.
mds Mitteldarmschlinge.
mi Milz.
Mi Mitteldarm.
ml linker Magenschenkel.
msc stratum musculare.
nk Nierenkanälchen.
oe Ösophagus.
oem Ösophagus-Magenabschnitt.
p Pankreas.
pa Ductus pancreaticus.
pd, pd$_1$ Pancreas dorsale.
pl$_1$ und *pl*$_2$ Hauptfalten des Vorderdarms.
pl$_3$, *pl*$_4$, *pl*$_5$ und *pl*$_6$ Nebenfalten des Vorderdarms.
ps Pylorusöffnung.
pv Peritoneum viscerale.
py Pylorus, Pylorusklappe.
R Rachenhaut.
rp rechter Schenkel des dorsalen Pankreas.
S Stomadæum.
s Epithelleiste.
sb Schwimmblase.
sd Schwanzdarm.
sf Spiralfalte, Spiraldarm.
sgw Rinne an der Pylorusklappe.
spd Spiraldarm.
spp Sphincter Pylori.
st Schlundtasche.
uk Urnierenkanälchen.
v Vene.
V oder *vac* Vakuolen.
vd ventraler Darm.
vf Gallenblase.
vl ventrale Lippe.
vm ventrales Mesenterium.
Vsi, vs Vena subintestinalis.
vt Schlundtasche.
Z Zwischendarm.

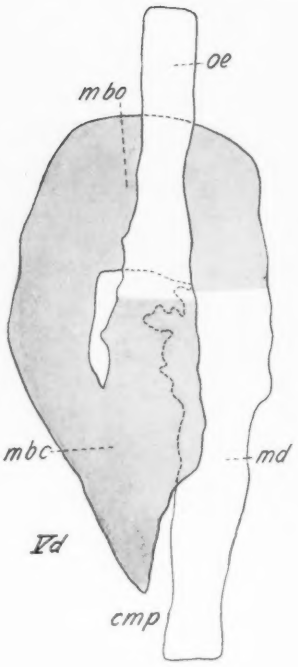

8 7 6 5 4 3 mdf 2 1 vt
spd
I
pd cmp oem d de
16 15 14 13 12 11 10 9 8 7 6 5 4 3 mdf 2 pd d 1 y
II
cmp de mdf vd x
11 10 9 8 7 6 5 sf 4 3 pd 2 1 dd sf
mdf p vd pa dhd dv x l xx
III
mdf 8 dd 7 6 5 4 3 2 1 oe
17 16 15 14 13 12 gw 11 sf 10 9
ed sd
IV
fd p vd x dh vf l

L. Neumayer del.

VOL. 11 1930

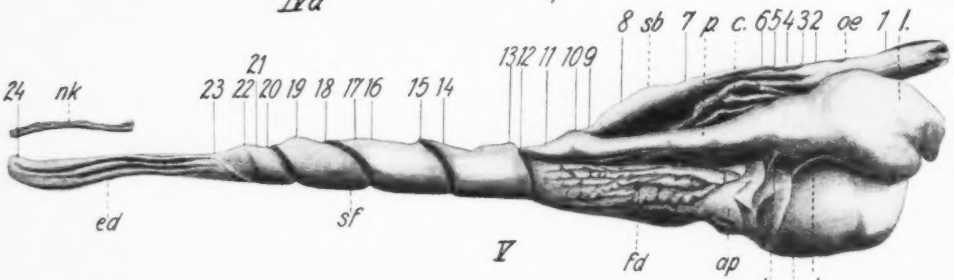


VI

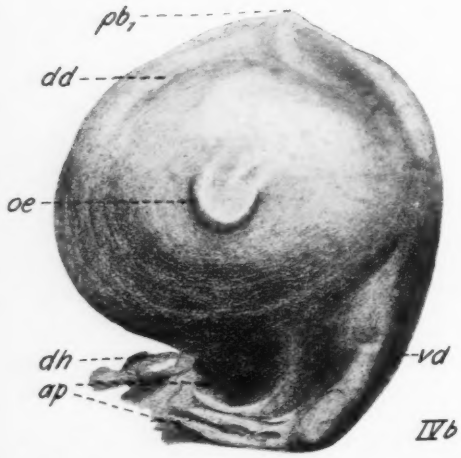


Vd

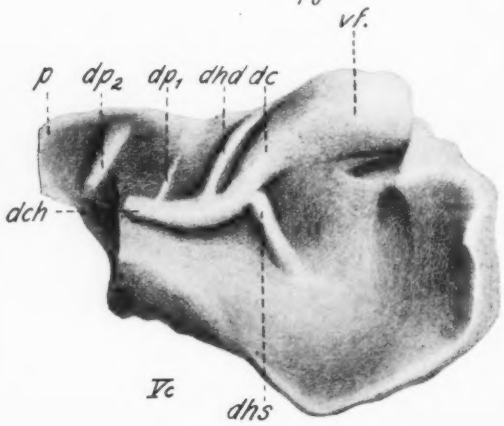
IVa



V

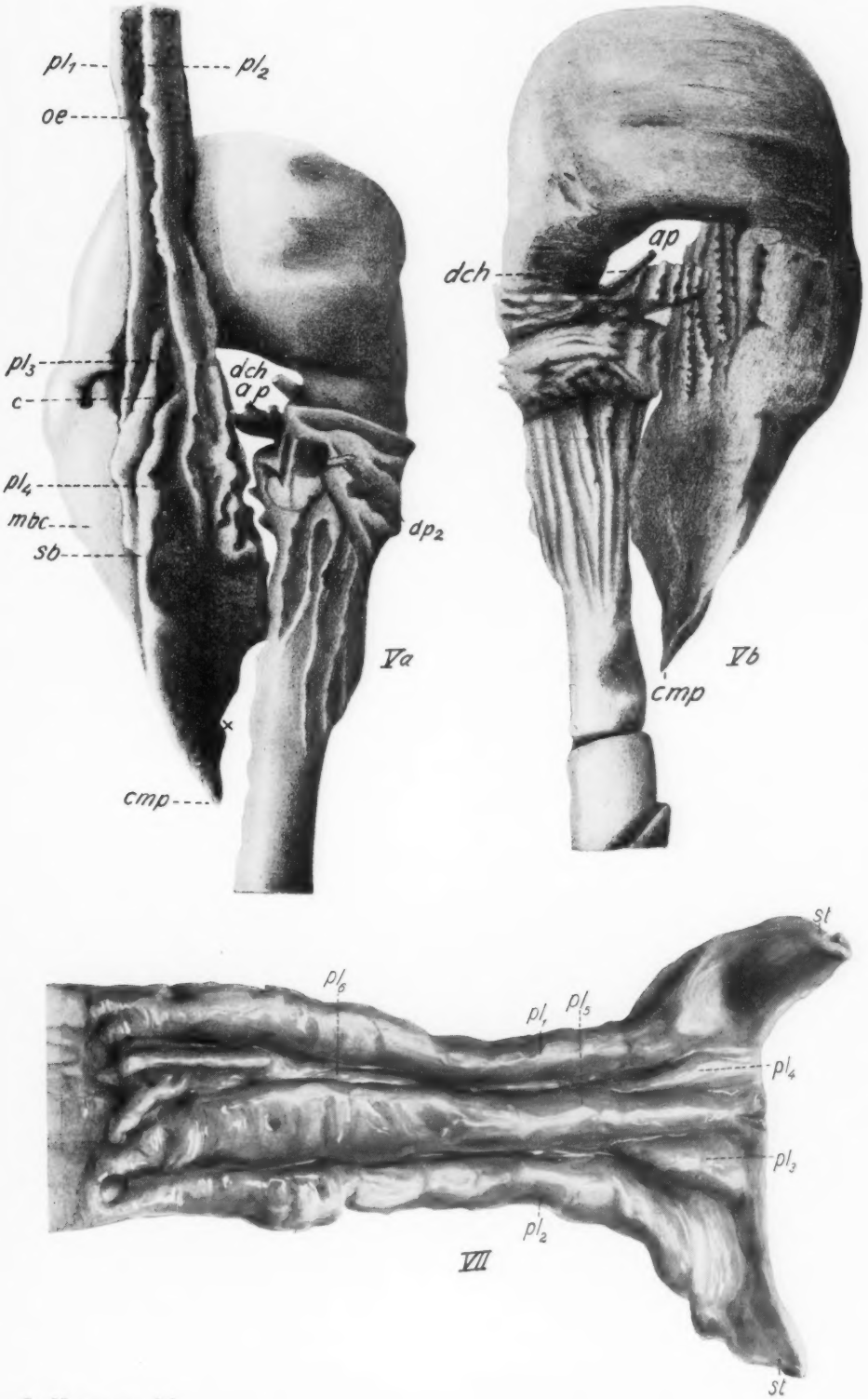


IVb



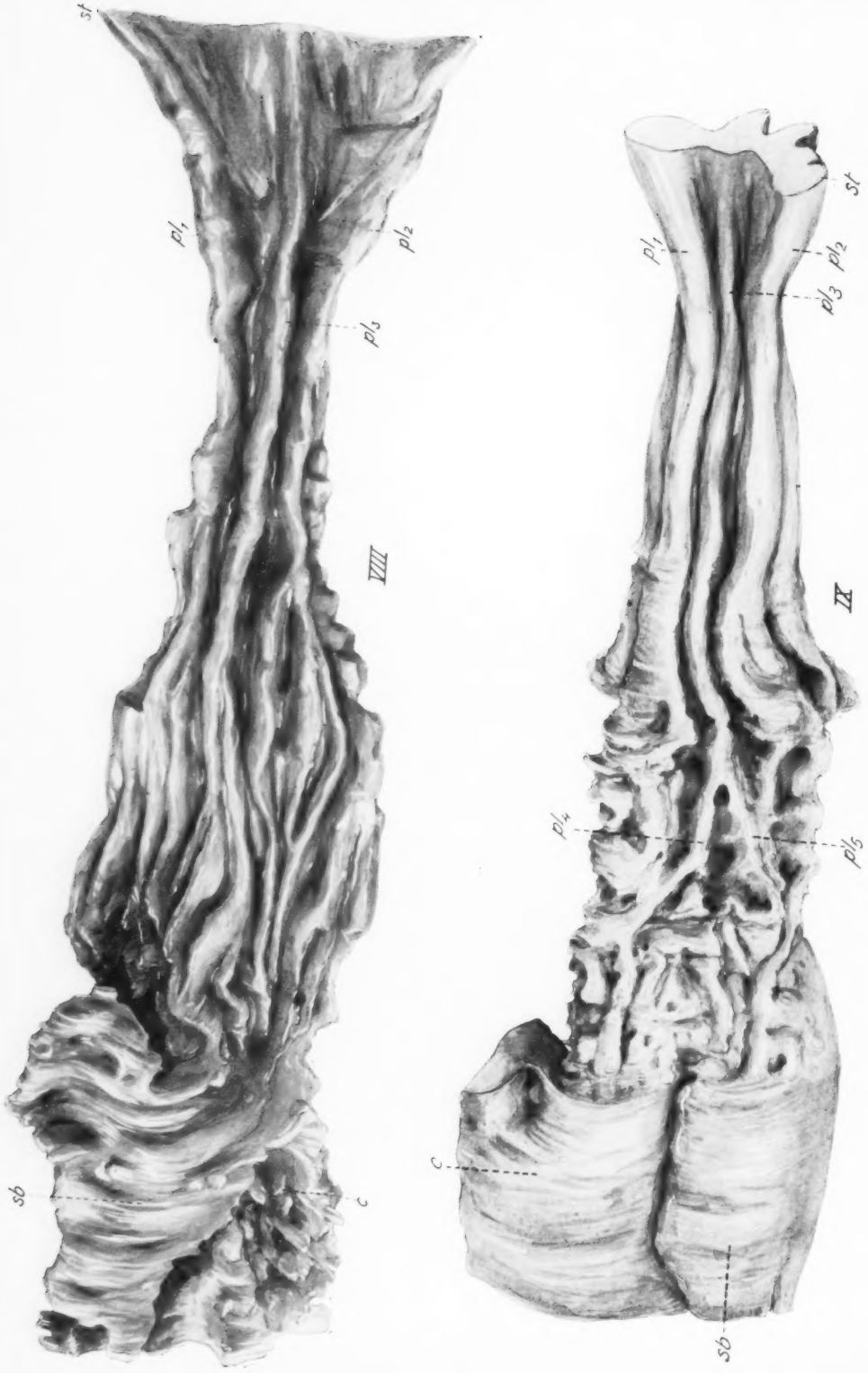
Vc

L. Neumayer del.



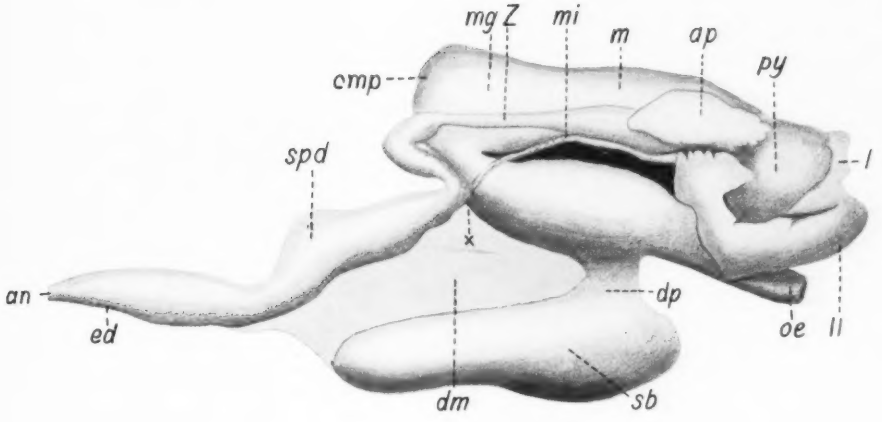
L. Neumayer del.

VOL. 11 1930

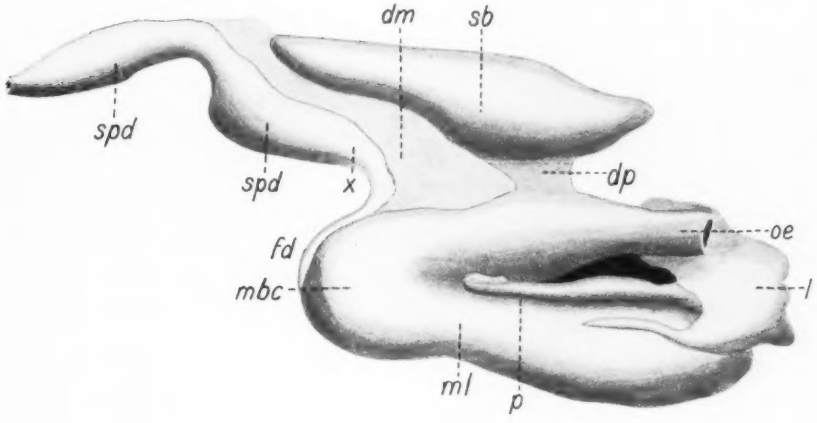


Eisengräber del.

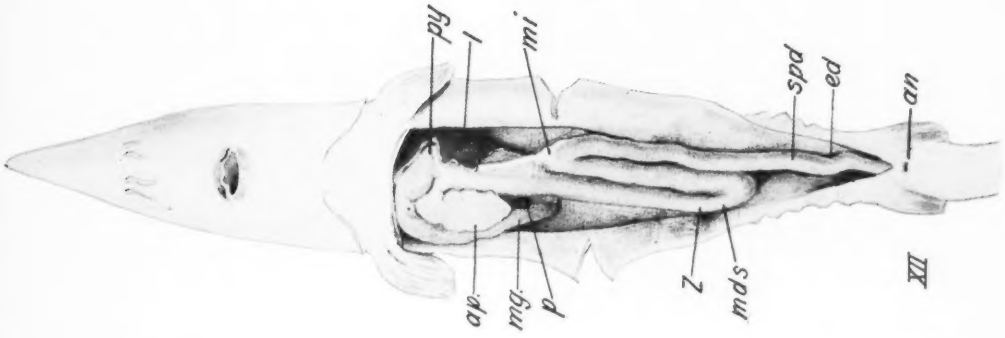
VOL.
11
1930



X



XI



L. Neumayer del.

VOL
11
191

VOL.
11
1930

CONSIDÉRATIONS SUR L'HOMOLOGIE DE L'OS LACRYMAL CHEZ LES VERTÉBRÉS SUPÉRIEURS

PAR

M. I. SALOMON, Dr SC. (Zoologie)

Bruxelles.

PRÉFACE.

Les considérations contenues dans ce travail ont été le sujet d'une thèse de docteur en Sc. Nat., présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Bruxelles au mois de juin 1929. —

Qu'il me soit permis d'exprimer ici ma profonde reconnaissance à mes illustres et savants Professeurs, surtout à MM. Auguste Lameere et Marc de Selys Longchamps, qui n'ont cessé — pendant toute la durée de mon travail — de me donner de précieux conseils.

Je tiens aussi à rendre un légitime hommage à mon cher et inoubliable Professeur, M. Louis Dollo, qui m'a généreusement facilité l'examen de certaines pièces conservées au Musée R. d'Histoire Naturelle de Belgique.

Je dois également de vifs remerciments à M. le Dr. Schouteden, Directeur du Musée du Congo Belge, ainsi qu'à M. G. F. de Witte, Attaché à ce Musée.

Bruxelles, 1929.

M. I. Salomon.

A: INTRODUCTION HISTORIQUE.

La question de la valeur morphologique de l'os lacrymal se pose depuis longtemps. Déjà le fondateur de l'anatomie comparée, G. Cuvier, celui qui a créé le nom de cet os, a discuté la question des rapports entre l'os lacrymal et le préfrontal (frontal antérieur). C'est ainsi que Spix (1815) a considéré les « frontaux antérieurs » des poissons comme étant homologues du lacrymal de l'homme. Or, G. Cuvier (1828) en combattant ce point de vue, remarque que « Ces os (frontaux antérieurs) existent dans les Crocodiles, dans les Tortues, etc., à côté des vrais lacrimaux caractérisés comme tels, et ne peuvent leur être substitués ». Ainsi, Cuvier reconnaît l'os lacrymal des Reptiles

comme homologue de celui des Mammifères (et, d'autre part, *il suppose* que l'os en question est, en même temps, l'homologue du « premier sous-orbitaire » des Poissons). De même, quant aux préfrontaux des Reptiles, il les considère comme étant homologues des « frontaux antérieurs » des Poissons.

Or, en ce qui concerne les os préfrontaux des Amniotes, on sait maintenant qu'ils n'ont rien à voir avec les éléments analogues chez les Poissons. Les soi-disant « frontaux antérieurs » de ceux-ci sont des *ossifications endocraniales* formant la paroi latérale (= « aliethmoides ») de la capsule nasale — d'où leur nom de « lateral ethmoids » (W. K. PARKER, 1872) ou « parethmoids » (T. J. PARKER, 1893). (GREGORY, 1920.)

Quant aux préfrontaux des Reptiles, l'on sait maintenant que ce sont des os *dermiques*. Ainsi est-il impossible de les identifier, au point de vue de leur valeur morphologique, avec les os que nous venons de décrire chez les Poissons.

En ce qui concerne l'os lacrymal des Mammifères, CARUS (1818) tâche de l'identifier avec le premier sous-orbitaire des Poissons. Or, CUVIER, examinant cette idée (1828) remarque que

« ... le premier sous-orbitaire ... est articulé à une facette de l'apophyse inférieure externe du frontal antérieur; ce qui pourrait le faire regarder comme analogue du lacrymal ».

Mais, d'autre part, il ajoute que

« C'est l'adorbital ou portion orbitaire du maxillaire de M. GEOFFROY. — MM. SPIX, BOJANUS, BAKKER et MECKEL le rapportent, ainsi que les suivants, au jugal. Pour M. CARUS, c'est le lacrymal. Ce qui me fait considérer cet appareil comme différent de ceux des autres Vertébrés, c'est qu'il recouvre les muscles, au lieu de leur donner attachement ».

Nous voyons ainsi que CUVIER était très prudent en établissant l'homologie des os qu'on appelle maintenant (chez les Reptiles, du moins) : préfrontal, lacrymal, jugal et postorbitaire.

Cependant, OWEN (1843) attribue définitivement à CUVIER l'idée de l'homologie du lacrymal (*des Reptiles et des Mammifères*) et du sous-orbitaire. De plus, il accepte lui-même cette idée.

Ce qui est curieux c'est que tous les auteurs qui lui ont succédé depuis 1843 jusqu'à 1898 partagent son avis. En 1898 paraît un article intitulé « Zur Entwickelungsgeschichte des Eidechsenschädels ». L'auteur de cet article — E. GAUPP[1] — est le premier qui n'accepte pas l'avis de CUVIER-OWEN.

Avant d'envisager l'opinion de GAUPP, remarquons d'abord que dans la série des Vertébrés inférieurs, l'homologie du préfrontal et du lacrymal a été, pendant ce temps, clairement établie : ainsi, aujourd'hui il est presque certain que l'os préfrontal et le lacrymal des Reptiles sont homologues de ceux des

[1] Cf. GAUPP, « Das Lacrimale des Menschen und der Säuger und seine morphologische Bedeutung », 1910.

Vertébrés inférieurs. C'est l'avis unanime de tous les auteurs modernes, pour ne citer que WIEDERSHEIM, WILLISTON, GAUPP, GREGORY, SCHIMKEWITSCH etc. Cette homologie a été établie à partir des Poissons primitifs (Ostéolépidotes) jusqu'aux Reptiles cynodontes. Il semble bien que le lacrymal des Reptiles correspond à l'os qui se trouve au bord antérier de l'orbite chez les Poissons nommés; quant au préfrontal, c'est — bien probablement — l'homologue de l'os qui est situé au bord antéro-supérieur de l'orbite chez les mêmes Poissons.

C'est ainsi qu'en examinant le problème de l'homologie des deux os, je me bornerai aux Vertébrés supérieurs — c'est-à-dire aux Amniotes. De plus: comme le *problème* de cette homologie n'existe, à vrai dire, que pour les Mammifères et pour les Reptiles,[1] il est évident que c'est surtout de *ces* deux classes d'Amniotes que nous allons nous occuper.

Donc, c'est GAUPP qui, le premier, en 1898, a envisagé les difficultés que l'on rencontre si l'on veut identifier ces deux os chez les Reptiles et chez les Mammifères. En 1910, il maintient son avis dans un article très intéressant (« Das Lacrimale des Menschen und der Säuger und seine morphologische Bedeutung »), où il tâche de démontrer que le lacrymal des Mammifères correspond non pas au lacrymal des Reptiles, mais bien au préfrontal de ceux-ci. Il propose en conséquence le nom de « Os adlacrymale » pour le lacrymal des Reptiles, et « Os lacrymale » pour leur préfrontal.

Indépendamment de GAUPP, O. JAECKEL (1905) est aussi du même avis, c'est-à-dire qu'il admet l'homologie du lacrymal des Mammifères avec le préfrontal des Reptiles. Toutefois les raisons qui lui ont suggéré cette idée n'étaient pas les mêmes que celles qui inspiraient GAUPP. Celui-ci cherchait des arguments en faveur de sa théorie surtout dans l'embryologie, tandis que celui-là fut amené à sa conception par des recherches purement paléontologiques — faites surtout sur les Reptiles du groupe des Nothosauriens.

La conception de GAUPP et de JAECKEL a trouvé pas mal de partisans parmi les auteurs du 20ième siècle, qui s'occupaient du problème en question — pour ne citer que VON HUENE (1911), WIMAN (1917), ABEL (1919) etc.

Néanmoins, il y avait aussi un grand nombre d'auteurs qui maintenaient l'avis de CUVIER-OWEN. La plupart de ces auteurs: BROILI, CASE, BROOM, WATSON, HAUGHTON, Dr. WORTMAN etc. — se sont basés surtout sur des recherches paléontologiques, faites notamment sur le crâne des *Thérapsides*. En réalité, il y a là une certaine ressemblance entre le lacrymal des ceux-ci et celui des *Marsupiaux*. De plus, ces auteurs prétendaient aussi que la ressemblance entre les Sauriens et les Mammifères au point de vue du lacrymal, ressemblance dont GAUPP a tiré profit en faveur de sa conception, serait due à un phénomène de convergence.

[1] Il est, semble-t-il, tout à fait certain, que le préfrontal des Oiseaux correspond à celui des Reptiles. Quant à l'os lacrymal, les Oiseaux l'ont perdu.

VOL. 11 1930

Quel crédit faut-il accorder à toutes ces conceptions? Nous le verrons plus loin, en examinant de près tous les arguments pour chacune des deux théories, ainsi que les objections que l'on pourrait leur faire.

Ajoutons encore que ce fut l'éminent zoologiste Américain, le professeur W. K. GREGORY, qui, dans ses « Studies in comparative Myologie and Osteologie », parues dans le « Bulletin of the American Museum of Nat. History » en 1920, a concentré tous les arguments en faveur de l'idée de CUVIER et OWEN.

Cela étant constaté, nous commençons la partie essentielle de notre travail, c'est-à-dire l'examen de l'os lacrymal et préfrontal chez les Vertébrés supérieurs.

B: ÉVOLUTION DU LACRYMAL ET DU PRÉFRONTAL CHEZ LES VERTÉBRÉS SUPÉRIEURS.

§ 1: EXAMEN EMBRYOLOGIQUE.

Reptiles.

Étant donné que le développement ontogénétique du lacrymal et du préfrontal a été décrit par bien des auteurs et que tout ce qui s'y rattache a été envisagé par GAUPP (v. ses articles cités plut haut), nous n'en donnerons ici qu'un court résumé. — GAUPP a étudié surtout les embryons des *Lézards*. Or, chez ceux-ci le *lacrymal* se développe comme un os *dermique*, à côté du canal lacrymal. Ce qui est le plus intéressant, c'est que cet os n'a *quasi rien à voir avec le crâne cartilagineux* (*chondrocranium*), exception faite pour son bord antérieur, qui, lui, entre en contact avec la capsule nasale. Quant au *préfrontal*, celui-ci se développe (toujours comme un os dermique), superposé à la partie postérieure de la capsule nasale, de façon à recouvrir (en partie) sa paroi latérale (Paries nasi) et postérieure (Planum antorbitale). Situé à côté (latéralement) du canal nasolacrymal, l'os préfrontal atteint du côté dorsal — le frontal, du côté ventral — le palatin; en avant il arrive jusqu'au maxillaire. Chose curieuse, il se trouve tout près (à savoir: derrière) de l'apophyse frontale du maxillaire. — Les détails que nous venons de décrire pour les deux os en question, chez les Lézards, sont, à peu près, les mêmes pour tous les reptiles — excepté, bien entendu, chez les groupes qui n'ont plus de lacrymal (Tortues, Serpents, Rhynchocéphaliens, et, de plus, tous les Oiseaux). (Quant au préfrontal, nous soulignons ici que c'est un os constant — chez les Sauropsides actuels, au moins.) C'est ainsi que, comme illustration, je me borne ici à deux figures, empruntées à GAUPP (fig. 1 et 2).

Mammifères.

Si maintenant nous passons aux Mammifères, voici ce que nous trouvons: Des deux os en question, il n'y en a qu'un qui soit resté: celui qu'on appelle

d'habitude le « lacrymal ». Comment se développe-t-il? Étant toujours un os *dermique*, il vient se superposer à la partie postérieure de la capsule nasale, tout près de — et derrière — l'apophyse frontale du maxillaire (Processus frontalis maxillæ). Sa situation est, d'une façon générale, un peu plus

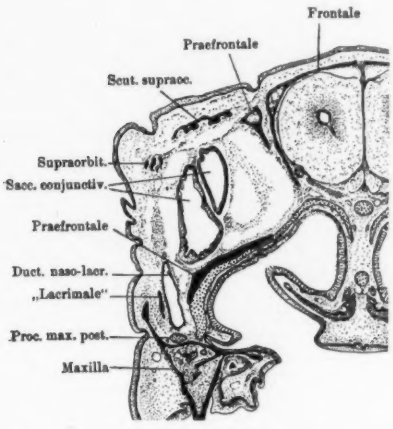


Fig. 1. Crâne de *Lézard*-embryon. Coupe. D'après GAUPP.

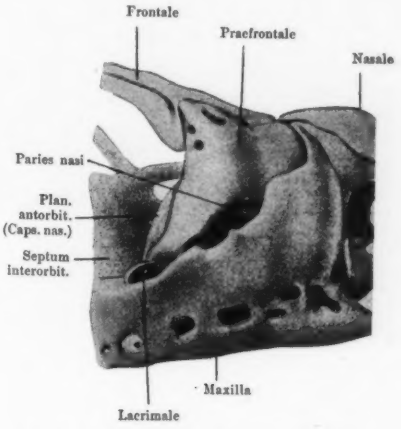


Fig. 2. *Lézard*-embryon. D'après GAUPP.

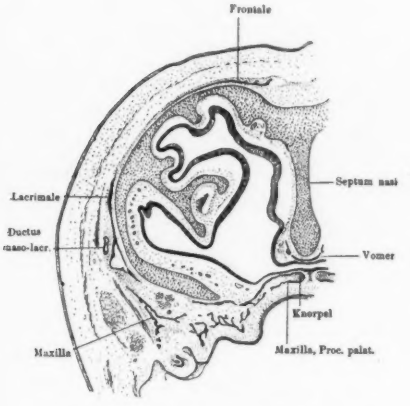


Fig. 3. Crâne de *Lapin*-embryon. Coupe. D'après GAUPP.

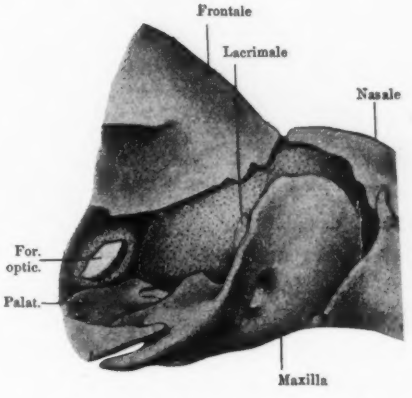


Fig. 4. *Lapin*-embryon. D'après GAUPP.

« rostrale » que celle du préfrontal des Lézards; ceci s'explique par le fait que, chez les Mammifères, la capsule nasale s'est allongée dans le sens caudal; ainsi, le « Planum antorbitale » s'est un peu déplacé pour former, en partie, la paroi latérale de la capsule. — Quant au canal nasolacrymal, il est situé, en principe, latéralement par rapport à l'os lacrymal. Les fig. 3 et 4, empruntées à GAUPP, envisagent les détails dont nous venons de parler. —

Conception de Cuvier.

C'est en se basant surtout sur la ressemblance existant entre le lacrymal des Mammifères (à l'état adulte) et celui des Crocodiles (aussi à l'état adulte), que G. CUVIER a considéré les deux os comme étant homologues. — En réalité, le trou lacrymal, dont l'os lacrymal est percé, ainsi que le contact lacrymo-maxillaire, et lacrymo-jugal, semblent accorder appui à l'opinion du célèbre anatomiste français.

Conception de Gaupp.

Néanmoins, GAUPP a mis en évidence d'importants arguments en faveur d'une nouvelle conception, tout à fait différente de la précédente, en ci qui concerne la valeur morphologique, attribuée aux os en question. Il suppose notamment, que le *lacrymal* des Mammifères est l'homologue du *préfrontal* des Reptiles, et non pas de leur lacrymal. Pour celui-ci, il propose le nom « Os adlacrimale ». Quels sont ses arguments? On peut les réduire à trois principaux, que je vais envisager ci-dessous, en commençant par le moins important et en finissant par le plus probant:

1. L'on sait que le préfrontal est un élément constant, présent, à peu près, chez tous les Sauropsides, tandis que le lacrymal de ceux-ci est un élément (le plus souvent) réduit, n'existant que chez certains groupes des Reptiles. Il serait donc fort bizarre, que le préfrontal qui est si répandu, disparaisse chez les descendants des reptiles (c'est-à-dire chez les Mammifères), tandis que le lacrymal persisterait!

En effet, nous savons que les Cotylosauriens supérieurs, les Chéloniens, les Serpents, une grande partie des Lézards, quelques groupes de Thérapsides, ainsi que tous les Oiseaux, ont un lacrymal ou bien réduit, ou bien totalement disparu. De plus, chez tous ces animaux-là, c'est le *préfrontal* qui prend un grand développement, en usurpant plus ou moins la place qui était occupée par le lacrymal.

Mais faut-il tirer, de tous ces faits, des conclusions en faveur de la conception de GAUPP?

Non! N'oublions pas, qu'il y a cependant des groupes où c'est précisément le préfrontal qui tend à être réduit, voire même à disparaître. C'est le cas surtout pour les Saurichiens, ainsi que pour quelques représentants des Thérapsides.

Quoi qu'il en soit, tout ceci ne peut aucunement servir de point de départ pour la vérification de l'idée de GAUPP. D'ailleurs, celui-ci l'avoue lui-même (cf. GAUPP, « Das Lacrimale des Menschen und der Säuger etc. », 1910; p. 554).

2. L'autre argument, sur lequel GAUPP a établi sa théorie, c'est la situation des deux os en question par rapport au canal naso-lacrymal (Ductus

naso-lacrimalis). Comme ses remarques à ce sujet sont très ingénieuses, nous nous permettons de les citer ici:

« Beide Knochen (d. Säuger-Lacrimale u. d. Präfrontale der Sauropsiden) entstehen als Deckknochen am hinteren Abschnitt der Nasenkapsel, und der Tränennasengang liegt im wesentlichen aussen von ihnen. Bei Sphenodon und den meisten Sauriern bleibt, ebenso wie bei den meisten Vögeln, der Zustand der einfachen Anlagerung des Ganges an die Aussenfläche des Knochens zeitlebens erhalten, bei den Säugern erfolgt dagegen eine mehr oder minder weitgehende Umwachsung des Knochens von innen her, ein Zustand, der auch bei einigen Sauropsiden zu beobachten ist (Schlangen, Ascalaboten, Dromæus, Casuarius). Dass das eine reine Konvergenzerscheinung darstellt, ist sicher. »

Ainsi, quoique, chez les Mammifères le trou lacrymal passe (le plus souvent) par l'os lacrymal, GAUPP considère le canal nasolacrymal comme passant essentiellement à côté du lacrymal, latéralement par rapport à celui-ci. Et, en effet, des recherches faites à cet égard sur les embryons des Mammifères et des Reptiles, semblent être tout à fait en faveur de cet avis. Les figures correspondantes (1—4) en donnent une illustration assez nette.

Cependant, il y a deux objections qu'on peut faire, à ce point de vue, à l'opinion de GAUPP:

a) Chez les Crocodiles, la situation du canal nasolacrymal ressemble plutôt à celle des Mammifères qu'à celle d'autres Reptiles. Et comme c'est par le lacrymal de ces Reptiles que le canal en question passe, on pourrait en conclure à l'homologie du lacrymal des Mammifères et de celui des Reptiles.

b) De plus, chez les Reptiles qui semblent être les ancêtres des Mammifères, c'est-à-dire chez des Thériodontes notamment, c'est aussi le lacrymal (et non pas le préfrontal) qui, au point de vue du canal en question, ressemble à celui des Mammifères.

Cependant, il ne nous semble pas que ces objections soient vraiment lourdes.

Tout d'abord, parmi les Reptiles actuels (au moins), les Crocodiles forment une exception à peu près unique à cet égard.

Quant aux Thériodontes, on ignore, malheureusement, tout de leur ontogénie — et GAUPP,[1] précisément, a démontré jusqu'à quel degré les modifications dans le canal nasolacrymal sont profondes au cours du développement ontogénétique.

Donc, les différences qui existent à ce point de vue entre les Thérapsides et les Mammifères ne peuvent être considérées comme suffisantes pour rejeter la théorie de GAUPP, ou même pour en affaiblir la vraisemblance.

Tout ceci est vrai d'autant plus, que — comme GAUPP le remarque:

[1] Loco citato.

« Die Umschliessung des Ductus nasolacrimalis kann als ausschlaggebendes Kriterium für die Homologisierung zweier Knochen nicht in Betracht kommen. »

En réalité, c'est une remarque tout à fait justifiée: l'on sait, par exemple, que chez les Batraciens c'est l'os septomaxillaire qui est percé du trou lacrymal. (Et c'est ainsi que BORN, en 1876, l'a considéré comme étant l'homologue du lacrymal.) Cependant, l'on sait aujourd'hui que le septomaxillaire n'a rien à voir avec le lacrymal! De plus: il y a des cas — même chez les Mammifères — où le canal envisagé passe non pas par le lacrymal, mais bien *entre celui-ci et le maxillaire* ou bien *le jugal* (Primates, Félides, Lagomorphes etc.)!

Cependant, tout en niant l'importance absolue de ces faits, GAUPP[1] souligne, néanmoins, que

« Die Umschliessung eines solchen Gebildes (des Ductus nasolacr.) durch einen Knochen ... bildet aber in dieser Hinsicht (in der Hinsicht der Identifizierung desselben) ein Indizium, das vollste Beachtung verdient, und dessen Bedeutung in jedem konkreten Falle durch Berücksichtigung aller sonstigen Umstände aufzuklären ist ».

Il considère comme ces autres circonstances: a) La situation médiane ou latérale des os en question par rapport au canal, ainsi que b) La topographie de ces os chez l'*embryon*. Quant au point a), nous en avons déjà parlé. Passons alors à

3. La topographie du préfrontal et du lacrymal chez l'embryon des Vertébrés supérieurs. En réalité, il y a là une étroite ressemblance entre les Reptiles actuels et les Mammifères; nous en avons déjà parlé plus haut. Nous avons remarqué à ce propos que le *préfrontal* des Lézards se développe comme un os dermique, superposé à la partie postérieure de la capsule nasale — donc tout à fait comme le *lacrymal* des Mammifères.

Or, c'est justement cette ressemblance qui a suggéré à GAUPP l'idée de l'homologie des deux os qui viennent d'être nommés. (Cette ressemblance est, d'ailleurs, manifestée, également par quelques autres points — mais nous n'y entrons pas, vu le travail important de GAUPP à ce sujet, où cet auteur traite toute la question in extenso.) C'est donc là que se trouve le « centre de gravité » de tous les arguments de GAUPP.

Mais est-ce, en réalité, un argument sans faiblesse? Si nous examinons cette question un peu plus largement, voici ce que nous constatons:

(1.) La ressemblance entre le préfrontal des Sauriens et le lacrymal des Mammifères peut être due à un simple phénomène de convergence (W. K. GREGORY), car

(2.) Chez les Reptiles les plus proches des Mammifères, chez les Thériodontes (et même chez tous les Thérapsides), c'est le *lacrymal* qui semble correspondre à celui des Mammifères.

Quant à la première objection, l'on sait qu'elle est trop absolue. N'oublions pas que des recherches embryologiques de SCHAUINSLAND HOWES et SWINNERTON, faites sur le crâne de Sphenodon hatteria (donc un Rhynchocéphalien) ont démontré que, là, les choses se passent à peu près (au point de vue du préfrontal) comme chez les Lézards. Il en est de même pour les Serpents (BORN, B. HOFFMANN, B. SOLGER). De plus, l'embryogénie des mêmes os chez les Tortues, Crocodiles et Oiseux semble accorder appui à la conception de GAUPP. (Remarquons, toutefois, que chez les Crocodiles le passage du canal nasolacrymal y fait exception.) Toujours est-il que chez les Sauropsides actuels c'est bien le préfrontal (et non pas le lacrymal) qui ressemble au lacrymal des Mammifères au point de vue de son développement.

Ainsi, l'objection (1) faite à cette conception nous semble trop absolue. Il serait bien étrange de supposer que l'analogie entre les deux os chez les Vertébrés supérieurs actuels ne serait due qu'à un phénomène de convergence. Ce serait, d'ailleurs, d'autant plus singulier, que — tout autrement que les adultes — les embryons de chacune des classes des Amniotes se ressemblent plus ou moins étroitement. Au contraire: il serait beaucoup plus logique de supposer que, même chez les Thérapsides, le développement des deux os en question se serait fait d'une façon semblable à celle des Sauropsides actuels, d'autant plus que les Thérapsides n'ont pas encore subi toutes les modifications dans la région de l'orbite que nous trouvons déjà chez les Mammifères inférieurs et dont il sera question plus loin.

Malheureusement, tout ce qui concerne l'embryologie des Thérapsides nous échappe complétement et il est bien probable qu'il nous échappera toujours. Par conséquant, tout ce que nous pouvons en dire n'est qu'une supposition.

Néanmoins, si nous résumons toutes les circonstances que nous avons envisagées jusqu'ici, nous constatons qu'elles suffisent pour rendre la conception de GAUPP *très vraisemblable.* —

Quant à l'autre objection que l'on pourrait faire à GAUPP, laquelle concerne le lacrymal des Thériodontes (et qui a été également faite par W. K. GREGORY), nous en parlerons plus loin. Disons en tout cas immédiatement, qu'il faut interpréter ces choses tout autrement que GREGORY l'a fait. Nous verrons aussi que leur lacrymal constitue non pas une objection contre l'avis de GAUPP, mais bien un argument en faveur de sa théorie.

Conception de Jaeckel.

Nous avons déjà signalé plus haut qu'en 1905 O. JAECKEL, en examinant les crânes des Nothosauriens, est arrivé à la même conclusion que GAUPP, bien que tout à fait indépendamment de celui-ci. O. JAECKEL a été égalemnet frappé par l'étroite ressemblance qui existe entre le lacrymal des Mammi-

VOL. 11 1930

fères et le préfrontal des Nothosauriens. Cette ressemblance lui a inspiré l'idée que le « postnasal » (comme il appelle l'adlacrymal de GAUPP) aurait disparu chez les Mammifères.

Quelle valeur faut-il attribuer au raisonnement de JAECKEL? Il est évident qu'on ne peut lui attribuer une valeur, pour ainsi dire, absolue; je veux dire que les arguments de JAECKEL, *seuls*, ne suffiraient pas pour trancher le problème qui nous intéresse. N'oublions pas que les recherches de ce paléontologiste ont été faites uniquement sur des animaux très éloignés des Mammifères: Stégocéphaliens, Chéloniens primitifs etc. — adultes, bien entendu, car ces animaux sont tous fossiles. Bref: les recherches de JAECKEL prouvent tout simplement que le préfrontal de ces Reptiles ressemble au lacrymal des Mammifères. D'ailleurs, nous reviendrons encore sur ces questions plus loin.

Conclusions générales.

Les raisonnements que nous avons exposés jusqu'ici démontrent nettement, nous semble-t-il, que:

A: La conception de GAUPP qui identifie le préfrontal des Reptiles avec le lacrymal des Mammifères, peut être considérée comme très vraisemblable.

B: Cependant, comme GAUPP s'est borné à des études néontologiques (surtout embryologiques) et comme celles-ci ne peuvent pas concerner, malheureusement, les Reptiles du groupe des Thérapsides, il est évident que l'argumentation de GAUPP reste fatalement unilatérale.

Par conséquant, il nous semble nécessaire — pour trancher définitivement notre problème — de prendre en considération les données rélatives *ostéologiques* — aussi bien paléontologiques que néontologiques.

Seulement, avant de le faire, nous allons donner une très courte description des deux os en question chez les différents groupes des Amniotes.

§ 2: EXAMEN OSTÉOLOGIQUE.

a: Reptiles non-Thérapsides. Oiseaux.

Cotylosauriens.

Les Reptiles primitifs — du permien et du carbonifèrien — sont caractérisés par le fait que leur lacrymal est très large et s'étend du bord antérieur de l'orbite jusqu'aux narines; il est donc situé entre le jugal, maxillaire, nasal et préfrontal. Celui-ci, au contraire, est beaucoup plus petit; il est situé au bord supérieur de l'orbite, qu'il sépare — étant en contact avec le postfrontal — du frontal. Il entre également en contact avec le nasal et le lacrymal. — Cependant, tout ceci n'est vrai que pour les formes primitives.

Chez les Cotylosauriens supérieurs, au contraire, c'est le préfrontal qui devient plus grand, occupe le bord antéro-supérieur de l'orbite, glisse vers le bas et devient l'os le plus important dans la région préorbitaire, d'autant plus que le lacrymal est réduit et n'atteint plus les narines. Remarquons encore que le préfrontal entre en contact avec le palatin par l'intermédiaire d'un processus descendant.

Chéloniens.

La prédominance du préfrontal sur le lacrymal est encore plus accentuée chez les descendants des cotylosauriens, c'est-à-dire chez les Chéloniens. En réalité, si les Tortues très primitives (Stégochélydes) ont encore un lacrymal, les formes actuelles en sont déjà totalement dépourvues. Quant au préfrontal, lui, au contraire, devient plus grand, s'étend jusqu'au prévomer, mais, bien entendu, perd son contact avec le nasal, celui-ci ayant disparu. Remarquons encore, que les Tortues n'ont pas de canal nasolacrymal — un phénomène que l'on rencontre, d'ailleurs, assez souvent chez des animaux aquatiques. Le crâne de Chelone imbricata, par exemple, nous donne une bonne idée de l'os en question chez les Tortues.

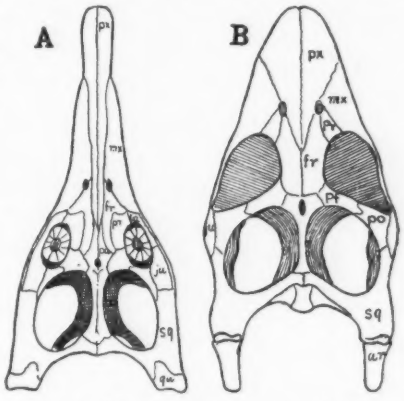


Fig. 5. A: *Peloneustes.* B: *Muræno-saurus.* (Ordre: Sauroptérygiens.) D'après LINDER (WILLISTON). *Pr* préfrontal, *la* lacrymal.

Théromorphes.

Si nous passons maintenant aux Théromorphes, un groupe de Reptiles monozygocrotaphiques (voisin, probablement, des Thérapsides), voici ce que nous trouvons: le préfrontal est, d'une façon générale, plus petit que le lacrymal. Celui-ci occupe encore chez certaines formes (Poliosauriens) sa position primitive, c'est-à-dire qu'il s'étend de l'orbite jusqu'aux narines. Il en est de même pour certaines autres formes (Naosaurus, de la tribu des Edaphosauriens, etc.). Cependant, chez d'autres (Pélycosaurides, Glaucosaurides etc.) cet os devient déjà fort réduit.

Synaptosauriens.

Conformément à WILLISTON, nous comprenons par ce terme deux ordres de reptiles: 1: les Sauroptérygiens (= Nothosauriens et Plésiosauriens) et 2: les Placodontes. — D'une façon générale, tous ces animaux semblent avoir perdu leur lacrymal. Quant au préfrontal, il existe, semble-t-il, toujours, bien que sa taille soit parfois fort réduite. Remarquons ici qu'il n'y a pas, le plus souvent, de contact naso-préfrontal, car la plupart de ces reptiles n'ont plus d'os nasaux (fig. 5).

Ichtyosauriens et Protorosauriens.

Dans ces deux groupes de Reptiles, c'est aussi le préfrontal qui prédomine. Cependant, ce qui est très intéressant, c'est que — chez certains Ichtyosauriens — les os postfrontaux prennent un si grand développement et vont si loin en avant qu'ils séparent le préfrontal du frontal, en arrivant ainsi jusqu'aux os nasaux (WILLISTON). Chez la plupart des Protorosauriens (Pleurosauriens, Aréoscélidiens, etc.) le lacrymal est ou bien absent, ou bien réduit, tandis que le préfrontal est toujours présent. Donc — phénomène analogue à celui que nous trouvons chez les Ichtyosauriens.

Squamates sensu lato.

Le même phénomène qui arrive si souvent avec les deux os en question, s'est produit aussi chez les *Squamates* sensu lato. En réalité, ils ont tous un lacrymal plus ou moins réduit. Ainsi, il est tout à fait réduit (ou même nul): chez les Amphisbænides, chez beaucoup de Rhiptoglosses (Brockesia superciliaris l'a conservé); chez la majorité des Pythonomorphes (= Mosasauriens), certains Agamides etc. Les Serpents ne l'ont plus du tout. Quant au préfrontal, remarquons ceci: il est toujours présent, occupe le bord antéro-supérieur de l'orbite, entre en contact avec le frontal, nasal, maxillaire, lacrymal et palatin. Il y a même des cas (Lacerta) où le préfrontal perd le contact avec le nasal, afin de donner naissance à un contact fronto-maxillaire (comme chez beaucoup de Mammifères). De plus: le trou lacrymal passe par le préfrontal, qui alors ressemble tout à fait au lacrymal des Mammifères!

Diaptosauriens.

Chez les Diaptosauriens très primitifs, c'est-à-dire chez les Thalattosauriens, nous trouvons un large os préfrontal, séparé du nasal par le contact fronto-maxillaire. En dessous de lui est situé le lacrymal, biens moins grand. Ici aussi cet os tend à disparaître: ainsi, il n'existe plus chez les formes les plus évoluées parmi les Diaptosauriens, c'est-à-dire chez les véritables Rhynchocéphaliens (Hatteria punctata), de même que chez certains Rhynchosauriens. Cependant, quant à ceux-ci, il y en a encore qui l'ont conservé (Hyperodopedon). Il en est de même pour le quatrième groupe des Diaptosauriens, notamment les Choristodères. — En tout cas, c'est toujours le préfrontal qui prédomine chez tous ces animaux-ci, tout à fait, comme chez la majorité des Reptiles précédents (fig. 6 et 7).

Parasuchiens.

Si nous passons maintenant aux différents groupes des Parasuchiens, à savoir aux Pseudosuchiens, Pélycosimiens et Phytosauriens, nous nous trou-

vons en présence d'un phénomène tout autre que celui qui vient d'être décrit. En effet, chez tous ces Reptiles c'est le lacrymal qui prédomine; il est situé au bord antérieur de l'orbite, entre le préfrontal et le nasal d'une part et le jugal d'autre part; il entre également en contact avec le maxillaire. — Quant au préfrontal, il est à remarquer que — bien qu'il soit de taille rélativement chétive — il ne manque jamais et il occupe toujours le bord antéro-supérieur de l'orbite.

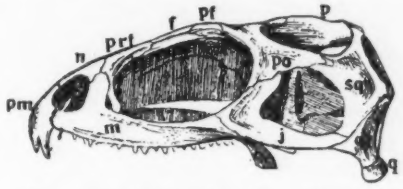


Fig. 6. *Hatteria sphenodon*. D'après WILLISTON. *Pf* préfrontal.

Loricates.

Les plus évolués parmi les Reptiles dizygocrotaphiques, c'est-à-dire les Crocodiles, nous offrent quelques particularités curieuses au sujet de la question qui nous intéresse (v. plus haut). Cependant, d'une façon générale, même chez eux c'est le préfrontal qui prédomine — mais rien que chez les formes primitives, tels les Thalattosuchiens. En ce qui concerne les formes actuelles, remarquons que leur lacrymal prend un grand développement et qu'il est percé du trou lacrymal. Chose curieuse, il entre en contact avec le préfrontal, nasal, maxillaire et jugal, mais est tout à fait séparé du palatin; celui-ci a un contact avec préfrontal, qui, lui, forme une longue apophyse descendante jusqu'au ptérygoïde. C'est sur cette apophyse que s'insère le muscle petit oblique de l'œil (fig. 8).

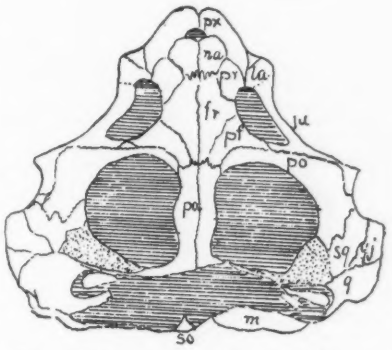


Fig. 7. *Hyperodapedon* (Rhynchoc.). D'après HUXLEY (WILLISTON).

Fig. 8. *Crocodilus cataphractus*. *Pg* ptérygoïde, * apophyse du *Pf* (préfrontal). Orig. *Pf* préfrontal, *l* lacrymal, *Pg* ptérygoïde.

Saurischiens et Ornithischiens.

Il y a une grande différence — au point de vue des os en question — entre les deux groupes des Dinosauriens, c'est-à-dire entre les Saurischiens et les Orthopodes (= Ornithischiens). En réalité, ceux-là ont un préfrontal ou bien reduit, ou bien disparu, tandis que leur lacrymal prend un développement tout à fait énorme (chez Tyrannosaurus, par exemple). Ceux-ci, au contraire, ont un préfrontal normal, mais un lacrymal fort réduit; celui-ci est placé, d'une façon générale, entre l'orbite et la « fenêtre antorbitaire ».

Ptérosauriens.

Chez les Ptérosauriens le lacrymal, d'une façon générale, maintient sa position par rapport à la fenêtre antorbitaire; d'habitude, il est moins grand que le préfrontal qui, lui, est élargi. Chez certaines formes (ultraévoluées) il y a eu soudure des deux os (v. HUENE).

Oiseaux.

Chez les Oiseaux nous ne trouvons, des deux os en question, qu'un *seul;* c'est, sans doute, le *préfrontal.* Certains auteurs ont tâché de l'identifier avec le lacrymal, ou même avec le supraorbitaire — un os que l'on trouve chez plusieurs Reptiles au voisinage du lacrymal. — Cependant, conformément à GAUPP, GREGORY etc., il faut supposer que le préfrontal des Oiseaux correspond à celui des Reptiles; d'ailleurs, l'embryologie de cet os le démontre tout à fait nettement.[1]

b: Thérapsides.

Importance.

Il est évident que les Reptiles les plus intéressants au point de vue qui nous occupe ce sont les Thérapsides, car ce sont eux que l'on considère comme les plus rapprochés des Mammifères; par conséquant, c'est chez eux que le lacrymal et le préfrontal doivent présenter des caractères de *transition* entre ceux des Reptiles et ceux des Mammifères. Nous reviendrons encore, d'ailleurs, sur cette question, et nous en démontrerons toute l'importance. — Remarquons encore que ce sont des Reptiles du Permien et du Triassique que l'on peut subdiviser en:

1: Dinocéphaliens
2: Deutérosauriens ..... Permien supérieur.
3: Dromasauriens ..... Permien.
4: Anomodontes ..... Permien supérieur; Triassique.
5: Thériodontes ..... Triassique.

Ajoutons encore que ce sont les derniers, c'est-à-dire les Thériodontes, qui sont les plus rapprochés des Mammifères. C'est donc à ceux que nous attacherons la plus grande importance en ce qui concerne leur préfrontal et leur lacrymal.

Dinocéphaliens sensu lato.

Les réprésentants de ce groupe (= Dinocéphaliens s. str. + Deutérosauriens) ont un préfrontal normal situé au bord antéro-supérieur de l'orbite

[1] Cf. GAUPP, « Die Entwickelung des Kopfskelettes », 1906, dans HERTWIG, « Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere », vol. 2.

et maintenant ses connexions normales, mais très grand, tandis que leur lacrymal est plus ou moins réduit; remarquons ici qu'il est séparé du septomaxillaire par une apophyse ascendante du maxillaire (fig. 9).

Dromasauriens.

Ici, encore une fois, le préfrontal occupe le bord antérosupérieur de l'orbite (sa partie supraorbitaire est très large — BROOM, 1914). Quant au lacrymal, il arrive jusqu'au septomaxillaire, en séparant ainsi le maxillaire du nasal.

Anomodontes.

Chez les Anomodontes, un groupe dont l'affinité avec les Gorgonopsiens a été mise en évidence grâce aux recherches de BROOM, nous observons ceci: Le préfrontal est poussé en avant, c'est-à-dire jusqu'au milieu du nasal, avec

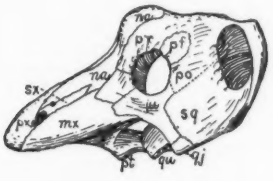


Fig. 9. *Mormosaurus* (Dinoc.). D'après WATSON (WILLISTON). *Pr* préfrontal.

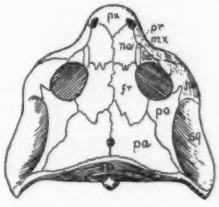


Fig. 10. *Cistecephalus* (Anom.). D'après BROOM.

lequel il a un large contact, ainsi qu'avec le frontal et le maxillaire (avec celui-ci, ce n'est pas toujours le cas: parfois le lacrymal le sépare du préfrontal, par exemple chez Dicynodon leoniceps; parfois c'est le septomaxillaire qui le fait, par exemple chez Dicynodon moschops). — Quant au lacrymal, il est situé entre le préfrontal et le jugal (fig. 10).

Thériodontes.

Le groupe le plus évolué de tous les Théropsides c'est, sans aucun doute, celui des Thériodontes. Ce sont eux, justement, qui sont les plus « *théropsides* », c'est-à-dire qu'ils se rapprochent le plus des Mammifères. D'habitude (WILLISTON) on les divise en quatre tribus: Gorgonopsides, Thérocéphaliens, Bauriasauriens et Cynodontes s. str. Très souvent (BROOM etc.) on considère les deux derniers groupes comme voisins et on les réunit (= Cynodontes sensu lato).

Gorgonopsides.

Ceux-ci semblent former, par rapport aux autres Thériodontes, un groupe à part, très primitif d'ailleurs. Leur frontal est séparé du bord de l'orbite par la réunion du préfrontal et du postfrontal; le préfrontal est

VOL. 11 1930

très grand; il s'étend entre le frontal, le postfrontal, nasal, maxillaire et lacrymal. Celui-ci, au contraire, est d'une taille réduite.

Thérocéphaliens.

C'est ce groupe, semble-t-il, qu'il faut considérer comme ancestral par rapport aux Thériodontes supérieurs (c'est-à-dire Cynodontes sensu lato). Cependant, ce sont encore des animaux très primitifs à certains points de vue. (Ainsi, leur dentition, leur mâchoire inférieure etc. sont encore tout à fait « reptiliennnes ».) Néanmoins, ils sont déjà fort évolués au point de vue qui nous intéresse: leur *préfrontal* est déjà *poussé en avant* et *en bas*, ne s'articule plus avec le postfrontal, en laissant ainsi le frontal arriver au bord supérieur de l'orbite. Il dépasse en grandeur le lacrymal, qui, lui, est fort réduit, bien qu'il soit percé du trou lacrymal. — Remarquons ici les larges contacts: préfronto-frontal, préfronto-nasal et préfronto-maxillaire, ainsi que le contact préfronto-lacrymal. (fig. 11).

Cynodontes s. str.

Les véritables Cynodontes diffèrent des autres Thériodontes par la *prédominance* de leur *lacrymal* sur le préfrontal. En réalité, celui-là a un large contact avec le jugal, maxillaire, nasal et préfrontal. Celui-ci est rélativement petit, occupe cependant toujours le bord supérieur de l'orbite. De plus: il est *réuni (en arrièrc) avec le postorbitaire, de façon à séparer le frontal du bord de l'orbite.* Nous attirons l'attention du lecteur sur les Cynodontes pour des raisons dont il sera question plus tard; ajoutons encore que le trou lacrymal passe par l'os lacrymal, en arrière de la suture maxillo-lacrymale[1] (fig. 12—15).

Bauriasauriens.

Si nous passons enfin aux Bauriasauriens — un groupe qui, avec les Cynodontes s. str., dérive des Thérocéphaliens — voici ce que nous observons: Leur préfrontal est situé au bord *antéro-supérieur de l'orbite*, entre le *lacrymal, maxillaire, nasal* et *frontal. Pas de contact préfronto-postorbitaire:* l'os frontal arrive au bord de l'orbite! Donc, *tout se passe dans cette région comme chez les Mammifcres les plus primitifs* (v. plus loin). Le lacrymal est plus petit que le préfrontal, étant intercalé entre celui-ci, le maxillaire et le jugal. Il n'y a donc pas encore de connexion entre le préfrontal et le jugal, — état de choses que nous retrouverons plus loin, chez Desmostylus — un Mammifère Multituberculé. — Cette description est exacte surtout pour le genre Bauria (rélativement primitif). Chez Sesamodon, une des formes les plus specialisées parmi ces Reptiles, la portion antorbitaire du préfrontal est encore plus développée, tout à fait comme dans le lacrymal de certains Mammifères primitifs (fig. 16 et 17).

[1] Chez Galeasaurus, comme nous voyons sur la fig. 12, le préfrontal est encore fort développé.

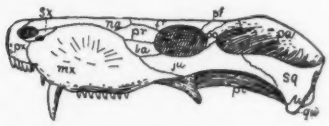


Fig. 11. *Scylacosaurus* (Théroceph.). D'après BROOM (WILLISTON).

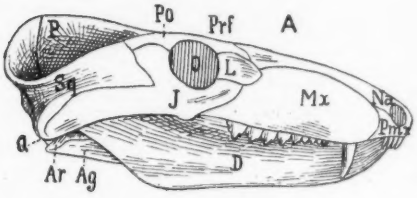


Fig. 13. A: *Cynognathus platyceps*. D'après BROOM (BROILI).

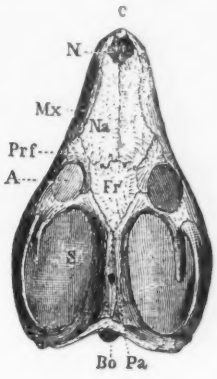


Fig. 12. *Galeasaurus* (Cynognathom.). D'après BROILI (OWEN).

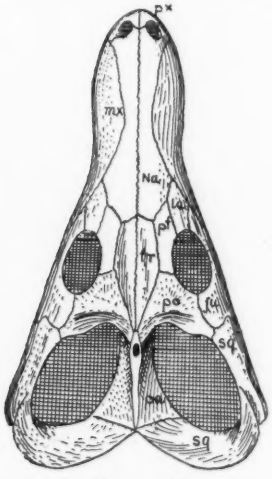


Fig. 14. B: *Cynognathus platyceps*. D'après BROOM (WILLISTON). *Pf* préfrontal.

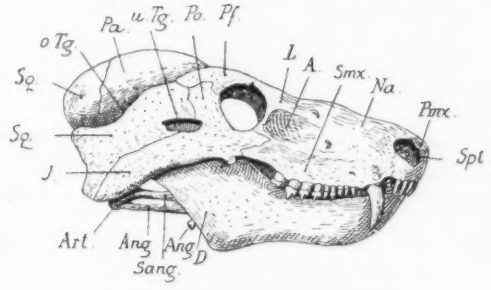


Fig. 15. *Cynognathus crateronotus*. D'après ABEL. *L* préfrontal! *A* ad(lacrymal)!

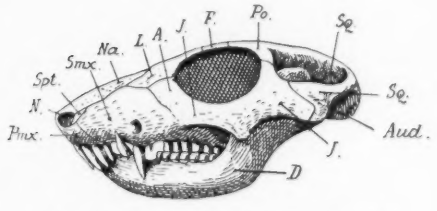


Fig. 16. *Sesamodon Browni*. D'après ABEL. (*L* préfrontal, *A* lacrymal.) *L* préfrontal! *A* ad(lacrymal)!

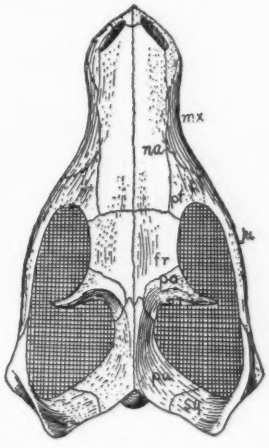


Fig. 17. *Bauria*. D'après BROOM. *Pf* préfrontal.

VOL. 11 1930

c: Le problème de la valeur morphologique du lacrymal des Mammifères.

Méthodes.

Après avoir, très rapidement d'ailleurs, envisagé les grandes lignes des modifications, auxquelles les os: préfrontal et lacrymal ont été soumis au cours de l'évolution dans les différents groupes des Sauropsides, nous arrivons à nous poser la question:

Comment la transition du préfrontal des Reptiles (ou bien de leur lacrymal) au lacrymal des Mammifères s'est-elle faite? Ou, en d'autres termes, auquel des deux os des Reptiles correspond le lacrymal des Mammifères (car, des deux os en question, les Mammifères n'ont qu'un seul)?

Pour trancher ce problème (ce qui est l'essentiel et le but de notre travail), nous allons nous servir des deux méthodes suivantes:

1. Nous allons nous rendre compte des circonstances qui ont accompagné la transition des Reptiles (Thériodontes) en Mammifères; nous verrons alors, tout spécialement, la nécessité des changements dans la région orbitaire.

2. Nous allons nous rendre compte, également, des formes que l'on peut considérer comme étant les ancêtres des Mammifères pour voir, comment les os qui nous intéressent se présentent chez ces formes.

Transition des Reptiles aux Mammifères.

GAUPP, dans son article intitulé « Die Entwickelung des Kopfskelettes », a mis en évidence les causes générales qui engendrent des modifications dans le crâne des différents groupes des Vertébrés. Les idées contenues dans ce magnifique article, ainsi que la connaissance des changements qui ont dû se produire dans la structure générale des Reptiles à l'époque où ils ont donné les Mammifères, nous permettront de comprendre les grandes lignes de l'évolution du crâne chez les Mammifères primitifs (cf. aussi le travail d'ANTHONY: « Le déterminisme et l'adaptation morphologiques », Paris, 1922).

En effet, les Reptiles sont des animaux poecilothermes, la température de leur corps varie suivant celle du milieu, tandis que les Mammifères sont (comme les Oiseaux) des animaux idiothermes, à température constante. Or, la respiration doit être perfectionnée afin de maintenir la température (assez élevée) du corps; de même faut-il un perfectionnement de la circulation et de l'activité glandulaire. Il est de toute évidence que le perfectionnement du cœur, que nous observons chez les Mammifères (par rapport aux Reptiles[1]), est en connexion très étroite avec toutes ces modifications.

[1] Parmi les reptiles, il y en a aussi (les Crocodiles), dont le cœur est fort perfectionné, à peu près comme celui des Mammifères; ce n'est, bien entendu, qu'un simple phénomène de convergence.

De plus, celles-ci amènent nécessairement des changements dans le système nerveux central et — par conséquant — dans l'organe protecteur de celui-ci, c'est-à-dire dans le crâne.

Or, un perfectionnement quelconque dans le crâne engendre presque toujours une diminution du nombre des éléments osseu qui le composaient. En réalité, l'on sait que les Poissons ont beaucoup plus d'os craniaux que leurs descendants. — Plus un animal est spécialisé, évolué, moins il y a d'os dans son crâne. Ce n'est pas, évidemment, une règle absolue, mais — toutefois — elle nous semble très générale. Elle est, d'ailleurs, d'accord avec la « loi de régression nécessaire » (L. Dollo, 1895). En tout cas, d'une façon générale, les Stapédifères (= Tétrapodes) ont moins d'os craniaux que les Poissons. De même, les Mammifères en ont moins que les Reptiles, certains os de ceux-ci ayant disparu chez les Vertébrés ultraévolués (par exemple le postfrontal, postorbitaire etc.).

VOL. 11 1930

Un des caractères les plus remarquables des Thériodontes supérieurs et des Mammifères, c'est la réduction des os que l'on pourrait appeler « postdentaires »: l'angulaire, articulaire, coronoïde etc. Cette réduction, voire, parfois, disparition a contribué à établir l'articulation du dentaire avec le squamosal — si caractéristique des Mammifères. Ajoutons à ceci l'accroissement des muscles temporaux dans le sens oral, dû à cette articulation, et nous allons comprendre la cause de la disparition de l'arcade postorbito-jugale, ainsi que la disparition du postorbitaire — état de choses que nous trouvons déjà, jusqu'à un certain point, chez Bauria. (Chez les Bauriasauriens, d'ailleurs, le postorbitaire existe encore, mais il est déjà rélativement réduit.) D'autre part, tout ceci n'est pas resté sans influence sur l'os *frontal*, qui — lui — a été *poussé en avant*, en provoquant ainsi de profondes *modifications dans la région « préfronto-lacrymale »*. De plus, ceci nous incline à penser que c'est là qu'il faut chercher la cause de la disparition d'un des deux os qui bordaient l'orbite en avant, sa place étant occupée par l'autre qui a persisté: ainsi, dans la région en question, nous trouvons chez les Reptiles deux os (le préfrontal et le lacrymal), les Mammifères n'en possédant qu'un seul.

D'ailleurs, les transformations qui ont eu lieu dans la région « préfronto-lacrymale » chez les ancêtres des Mammifères, sont également dues, d'après Ruge, aux circonstances suivantes que je cite d'après Gregory:

« One of the great advances connected with this general transformation of pœcilothermal reptiles into homœothermal mammals was the differenciation and spreading of the sphincter colli muscles. These ... invaded the facial region, carrying with them their primitive nerve, the facialis and its branches, and giving rise to the highly characteristic platysma group, or mimetic muscles, around the eyes, nose, and mouth. *The lacrymal bone soon came into functional relations with some of these muscles, which henceforth exert considerable influence upon its subsequent evolutions.* »

A cette remarque — extrêmement ingénieuse — nous pouvons encore ajouter le petit détail suivant:

Le muscle petit oblique de l'œil (= Oblique inférieur) s'insère, chez les Reptiles (actuels, au moins), du côté médian de l'orbite, dans un plan plus ou moins transversal par rapport au plan sagittal. Ainsi, chez les Sauriens kionocraniens, il s'insère tout près du côté, pour ainsi dire, « ethmoidal » du préfrontal. Il a même des fibres qui s'insèrent sur le palatin (HOFFMANN). Chez les Crocodiles — j'ai examiné à cet égard l'orbite de Crocodilus cataphractus — il s'insère sur l'apophyse descendante du préfrontal, là, où celui-ci vient toucher le ptérygoïde (v. plus haut); d'ailleurs, il en est de même pour les autres Crocodiles (RATHKE).

Or, en disséquant l'orbite chez différents Mammifères, j'étais toujours frappé par le fait que leur muscle petit oblique de l'œil s'insère toujours ou bien sur le lacrymal, ou bien tout près de lui. Ainsi, chez les Marsupiaux il s'insère dans la fosse lacrymale (je l'ai examiné chez Didelphis azaræ); de même chez les Carnivores (chat, chien); chez les Primates il s'insère tout près du lacrymal (homme).

Ceci, me semble-t-il, peut être dû à un déplacement du préfrontal en avant et en bas qui s'est produit chez les ancêtres des Mammifères. J'y reviendrai, d'ailleurs, plus loin, en traitant l'évolution de cet os chez les Mammifères.

Origine des Mammifères.

Le problème de l'origine des Mammifères, ainsi que de leur évolution ultérieure, a été discuté déjà depuis longtemps. Leur origine n'en continue pas moins à rester plus ou moins énigmatique.

Nonobstant, les recherches qui ont été faites à ce sujet surtout depuis trente à quarante ans, semblent déjà éclairer les grandes lignes de la phylogénie des Mammifères.

Il ne serait pas sans intérêt, nous semble-t-il, de dire ici quelques mots sur la théorie d'OSCAR HERTWIG. Celui-ci, dans un article d'un très haut intérêt,[1] tâche de nier l'importance de la « loi biogénétique », en s'appuyant sur l'hétérochronie dans les différents processus organogénétiques, sur les phénomènes cénogénétiques qui masquent la « palingénèse » etc. Bref: il arrive à borner les objectifs de l'embryologie comparée et de l'anatomie comparée, ainsi que les conclusions sur la phylogénie des animaux, que l'on pourrait en conclure:

« Aufgabe und Ziel der vergleichenden Entwickelungslehre und der vergleichenden Anatomie ist die Feststellung der gesetzmässigen Verhältnisse, die der pflanzlichen und tierischen Fortbildung zu Grunde liegen. »

[1] O. HERTWIG, « Über die Stellung der vergleichenden Entwickelungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie », dans son « Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere », 1906.

Toutefois, il ne croit pas que les Mammifères dérivent des Reptiles; il est incliné à penser qu'il faut les rattacher (au point de vue phylogénétique) aux plus primitifs parmi les Vertébrés.

Ce n'est pas notre but d'entrer ici dans la critique de cette conception. Constatons simplement que HERTWIG néglige complètement les faits que les recherches paléontologiques (exactes et non pas spéculatives, comme certaines théories néontologiques) consolident, bien souvent, des théories suggérées par des études ontogénétiques et anatomiques. De plus, il traite toute la « loi biogénétique » avec une étroitesse étonnante, ce qui diminue considérablement la valeur de ses arguments.

Il est évident que si nous acceptions l'hypothèse dont nous venons de parler, le problème du lacrymal tomberait, car — comme nous avons vu — HERTWIG attribue au mot « homologie » une toute autre valeur que celle qu'on lui attribue d'habitude.

VOL. 11 1930

Pas plus que l'hypothèse d'O. HERTWIG, l'hypothèse de GAUPP au sujet de l'origine des Mammifères ne nous semble admissible. Celui-ci, en somme, commet la même erreur que HERTWIG: il néglige — bien qu'avec certaines restrictions — les données paléontologiques rélatives à ce sujet, et c'est ainsi qu'il arrive à considérer que les Mammifères dérivent des Reptiles voisins des Lézards et des Rhynchocéphaliens. Encore une fois nous ne pouvons pas nous occuper ici de la critique de cette théorie; elle nous emmenerait trop loin.

D'ailleurs, W. K. GREGORY, dans un article très intéressant à bien des points de vue (« Critic of Recent Works on the Morphology of the Vertebrate Skull, especially in relation to the Origine of Mammals », 1913), traite toutes ces questions in extenso et démontre que cette hypothèse de GAUPP ne supporte pas la critique.

Quoi qu'il en soit, si l'hypothèse que nous venons d'expliquer était acceptée, il est certain que le problème du lacrymal des Mammifères serait résolu. Car, comme nous avons vu, la ressemblance entre le lacrymal des Mammifères et le préfrontal des Sauriens est très étroite à tous les points de vue (v. plus haut).

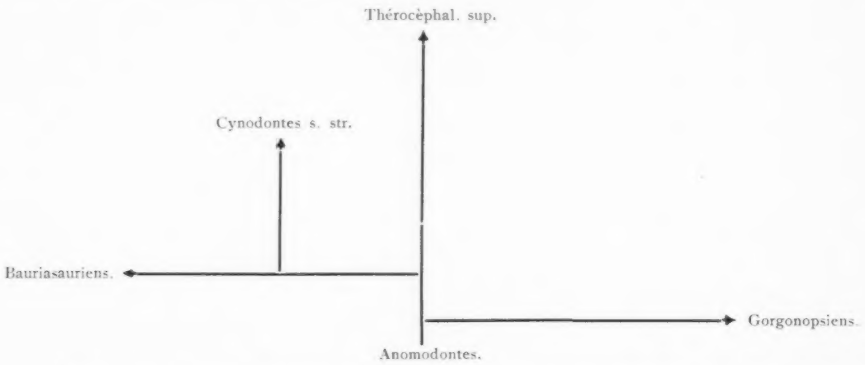
D'une façon générale, la plupart des zoologistes modernes sont d'accord pour considérer les *Thériodontes* comme étant les ancêtres des Mammifères. La dentition des Thériodontes, la structure de leur mâchoire inférieure, les condyles occipitaux etc. fournissent une quantité d'arguments en faveur de cette théorie, et c'est ainsi qu'elle trouve tant de partisans parmi les paléontologistes — pour n'en citer que BROOM, DOLLO, GREGORY, WATSON, WILLISTON etc. C'est alors cette théorie qui paraît être la plus vraisemblable, d'autant plus que l'on a trouvé pas mal de caractères du squelette postcranial des Thériodontes (comme par exemple la formule

des phalanges) qui lui accordent de l'appui. Nous n'y insistons, évidemment, plus, étant donné que ce sont des choses bien connues.

Cependant comme nous l'avons déjà remarqué, les Thériodontes se divisent en quatre groupes:

1: Gorgonopsiens, 2: Thérocéphaliens, 3: Bauriasauriens, 4: Cynodontes, les deux derniers groupes constituant le groupe des Cynodontes sensu lato.

Or, on se demande auquel de ces quatre groupes on doit rattacher les Mammifères? Car, semble-t-il, l'évolution de ces Reptiles a dû se faire non pas en escalier, mais en éventail comme suit:



Donc, les Bauriasauriens et les Cynodontes s. str. semblent dériver d'un Thérocephalien assez primitif; les Thérocéphaliens eux-mêmes semblent avoir un ancêtre commun avec les Gorgonopsiens; cet ancêtre doit être, bien probablement, un Anomodonte.

Quant aux Gorgonopsiens, il est très peu vraisemblable qu'ils soient rapprochés des ancêtres des Mammifères: malgré plusieurs caractères primitifs, ils semblent former un groupe à part (v. Broom, « Croonian Lecture: On the Origine of Mammals », 1914).

Néanmoins, il est toujours difficile de déterminer exactement, lequel des trois autres groupes des Thériodontes est vraiment le plus voisin des Mammifères.

D'une façon générale, l'on peut diviser les opinions envisagées à cet égard en trois principales:

1. Il y a des auteurs qui cherchent les ancêtres des Mammifères parmi les Reptiles pro-Thérocéphaliens. C'est, entre outres, Broili, me semble-t-il, qui partage cet avis.

Pour ces auteurs les Thérocéphaliens connus jusqu'à présent sont trop spécialisés pour que l'on puisse les considérer comme ancestraux par rapport aux Mammifères.

2. Certains auteurs prétendent que ce sont les Thérocéphaliens primitifs qui ont donné naissance aux Mammifères.

3. Cependant, BROOM a clairement démontré que toutes ces suppositions ne supportent pas la critique.

L'examen de la dentition, du vomer, du dentaire, de la formule, des phalanges etc. chez les Thériodontes supérieurs (Cynodontes sensu lato) lui ont suggéré l'idée de leur affinité étroite avec les Mammifères. Ainsi, il dit dans son travail cité plus haut:

« I am aware of no character in the mammals that could not as readily have been derived from a Cynodont ancestor as from a Therocephalian by specialisation or degeneration, and the few Cynodontes we know exhibit so many mammalian characters that are not found in Therocephalians that it seems easier to believe that there is a genetic relationship with the Cynodont than that these Cynodont mammalian-like characters are all the result of convergence. »

VOL. 11 1930

Donc, rien ne nous empêche de considérer les Thériodontes supérieurs (= Cynodontes sensu lato) comme ancêtres des Mammifères.

Pour bien préciser quels sont les animaux que nous appellons Cynodontes (vu les différences qui existent à ce point de vue chez les différents auteurs) nous remarquons ici que les *Bauriasauriens* comprennent des formes comme Bauria Br., Microgomphodon Seeley, Melinodon Br., Sesamodon Br., Aelurosuchus Br., etc., tandis que les *Cynodontes s. str.* comprennent les autres familles des *Cynodontes sensu lato,* notamment les Nythosauridæ, Cynosuchidæ, Cynognathidæ, Diademodontidæ etc. Pour éviter des confusions, appellons cet ensemble « *Cynognathomorphes* », par opposition aux « *Bauriomorphes* ». Soit encore « *Cynodontomorphes* » = Cynognathomorphes + Bauriomorphes (c'est-à-dire tout ce que BROOM entend par « Cynodont », ce terme signifiant chez cet auteur l'ensemble des Cynodontomorphes). Nous voyons donc que — grâce aux récentes recherches paléontologiques — l'on est parvenu à franchir les nuages (en partie, évidemment) qui cachaient l'origine, si énigmatique, des Mammifères.

L'on suppose donc, maintenant, et cette supposition devient de plus en plus vraisemblable, que ceux-ci dérivent des Cynodontomorphes.

Reste cependant le dernier point de ce problème:

Sont-ce les Cynognathomorphes, ou bien les Bauriomorphes, qui ont donné naissance aux Mammifères?

Comme cette question présente une grande importance au point de vue du lacrymal, nous allons la traiter in extenso.

Théorie de Gregory.

La plupart des auteurs rattachent les Mammifères aux animaux que nous avons appellé « Cynognathomorphes ». Ainsi, pour GREGORY — un des plus éminents paléontologistes américains — les Mammifères dérivent ou bien d'un des Nythosauridæ (Ictidopsis), ou bien des Cynognathidæ (Cyno-

gnathus), ou bien des Diademodontidæ (Gomphognathus). Et c'est précisément en se basant sur la ressemblance existant entre le lacrymal de ces Reptiles et celui des Mammifères, que GREGORY a envisagé sa théorie du lacrymal, venant donner appui à celle de CUVIER-OWEN.

D'après sa théorie, la ligne de l'évolution du lacrymal des Mammifères se présente comme suit:

(Lacrymal des) ..... Mammifères supérieurs
↑ ↑
(Lacrymal de) ..... Didelphis (Mammifère prim.).
↑ ↑
(Lacrymal de) ..... Ictidopsis (Nythosauride).
↑ ↑
(Lacrymal de) ..... Mycterosaurus (Synapsidien prim.).
↑ ↑
(Lacrymal de) ..... Seymouria (Cotylosaurien prim.).

Donc, d'après GREGORY,[1] *le lacrymal des Mammifères serait l'homologue de celui des Reptiles!*

En effet, si l'on laissait toutes les autres circonstances qui s'y impliquent, de côté, on pourrait admettre ce tableau d'évolution du lacrymal, car en somme, le lacrymal de Cynognathus, Ictidopsis etc. ressemble à celui des Mammifères comme Didelphys.

Cependant, une critique approfondie nous démontrera que cette supposition serait artificielle!

En réalité, l'évolution du lacrymal des Mammifères a dû se produire d'une autre façon!

NOTRE POINT DE VUE.

L'examen attentif du crâne des Cynognathomorphes exclue, nous semble-t-il, l'hypothèse, d'après laquelle ils seraient les ancêtres des Mammifères!

Tout d'abord, si nous examinons la région orbitaire chez leurs réprésentants supérieurs, par exemple celle de Cynognathus platyceps (ou bien celle de Cynognathus crateronotus), voici ce que nous observons:

1. Ils possèdent une arcade postorbitaire, formée par le postorbitaire, jugal et squamosal,[2] cette arcade est forte et épaisse. Elle est encore moins développée chez les formes plus primitives, comme Ictidopsis, où le squamosal n'y participe guère.

[1] Remarquons ici la contradiction que l'on trouve chez GREGORY: d'une part, il prétend qu'il serait trop tôt pour considérer les Cynognathomorphes comme les ancêtres des Mammifères; nonobstant, il se base justement sur cette supposition a priori pour établir sa théorie du lacrymal!

[2] Je ne parle pas du pariétal, car son rôle dans la constitution de cette arcade est peu signifiant.

Or, chez les Thérocéphaliens (par exemple chez Scylacosaurus), cette arcade n'est constituée que par le postorbitaire et par le jugal, le squamosal ne s'articulant point avec le postorbitaire!

Nous voyons donc qu'il y a, chez les Cynognathomorphes, une tendance à ce que cette arcade devienne de plus en plus épaisse.

Or, chez les Bauriasauriens, d'une façon générale, elle n'existe plus (à quelques exceptions, comme Sesamodon). Leur squamosal reste normal, leur jugal n'est plus hissé en haut pour rejoindre le postorbitaire, qui — lui — est plus ou moins réduit!

Étant donné que les Mammifères n'ont pas d'arcade en question, ceci nous incline à penser que — des deux groupes des Cynodontomorphes, c'est celui des Bauriomorphes qu'il faut considérer comme ancestral par rapport aux Mammifères,[1] d'autant plus que

2. Chez les Mammifères, c'est le frontal qui occupe le bord supérieur de l'orbite. De même, le frontal arrive à l'orbite chez les Thérocéphaliens.

Or, chez les Cynognathomorphes le frontal est exclu du bord de l'orbite par la réunion du préfrontal et du postorbitaire (v. fig. 12—15).

Cette acquisition, tout à fait nouvelle, est propre aux Cynognathomorphes. En réalité, le frontal n'arrive plus à l'orbite chez les Gorgonopsiens déjà. Seulement, ce n'est pas la même chose qu'ici, car, chez les Gorgonopsiens, c'est le postfrontal qui se réunit avec le préfrontal pour former le bord supérieur de l'orbite. Or, ici ce n'est pas le postfrontal qui le fait, mais bien le postorbitaire.

Or, chez les Bauriasauriens (fig. 16 et 17) les choses se passent autrement: leur orbite est limitée en haut par le frontal, au bord antéro-supérieur par le préfrontal, du côté postéro-supérieur par le postorbitaire.

Encore une fois nous constatons un caractère qui distingue les Cynognathomorphes des Mammifères, mais qui fait rattacher à ceux-ci les Bauriomorphes.

3. Que les Cynognathomorphes supérieurs n'ont pas donné naissance aux Mammifères, est sûr. Mais même leurs représentants moins évolués n'ont pu le faire non plus, car ils sont déjà trop spécialisés. — Quant aux Bauriomorphes, il nous semble bien que c'est justement parmi eux qu'il faut chercher les ancêtres des Mammifères.

Voici encore quelques arguments en faveur de notre supposition:

4. Chez Sesamodon, un animal du groupe des Bauriomorphes, on trouve un caractère « mammifèrien » tout à fait remarquable: la canine inférieure passe à l'extérieur du bord du maxillaire. Chez le même reptile nous trouvons encore un large trou infraorbitaire (Broom).

[1] Car, en somme, il est très probable que les Mammifères dérivent des Cynodontomorphes (v. plus haut); or, comme nous venons de le voir, ce ne sont pas les Cynognathomorphes qui ont été ces ancêtres; il faut donc tâcher de rapprocher les Mammifères des Bauriomorphes!

VOL. 11 1930

5. Chez Aelurosuchus, un reptile du même groupe, la formule dentaire (I_5, C_1, M_7) ressemble à celle d'un Mammifère.

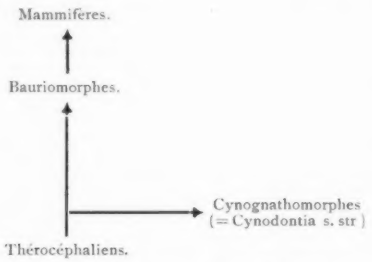
6. Les Bauriomorphes possèdent un palais secondaire.

D'une façon générale, toutes les différences, qui existent entre les Bauriomorphes et les Thérocephaliens, consistent en des caractères encore « reptiliens » chez ceux-ci et déjà « mammifériens » chez ceux-là!

Bien entendu, nous ne nions pas les différences qui existent entre les Mammifères et les Bauriomorphes. Ainsi, la question des condyles occipitaux, dont il y a un chez les Bauriomorphes et deux chez les Mammifères (ainsi que chez les Cynognathomorphes). Puis, chez les Bauriomorphes les os ptérygoïdes s'étendent jusqu'aux os carrés; ceux-ci sont encore larges; l'angulaire et le supraangulaire sons encore bien développés etc. — ce sont autant des caractères qui distinguent nettement les Bauriomorphes des Mammifères. Cependant, aucun de ces caractères différents n'est, pour ainsi dire, éliminatoire — par conséquent, notre conception reste très probable!

Remarquons encore que, chez *Bauria*, le condyle occipital montre déjà une division en deux, bien quelle ne soit qu'imparfaite (Broom).

Donc, l'on peut admettre que ces caractères mammifériens des Cynognathomorphes que nous ne trouvons pas chez les Bauriomorphes, sont dûs à un phénomène de convergence! Donc, nous nous figurons que l'évolution des Thériodontes a dû se produire comme suit:



Ainsi, nous semble-t-il, les Thérocéphaliens ont divergé en deux sens différents, bien que parallèles jusqu'à un certain point:

A: *Cynognathomorphes:*	B: *Bauriomorphes:*
a) Arcade postorbitaire.	Pas d'arcade postorbitaire.
b) Contact postorbito-préfrontal.	Pas de contact postorbito-préfrontal.
c) Réduction du frontal.	Disposition du frontal: « mammifèrienne ».
d) Deux condyles occipitaux.	Tendance à la division du condyle (Bauria).
e) Différenciation des dents.	Différenciation des dents.
f) Palais secondaire.	Palais secondaire.
etc. etc. etc.	etc. etc. etc.

Alors que les Cynognathomorphes n'ont pas donné lieu à une évolution ultérieure, les Bauriomorphes nous paraissent avoir été les ancêtres des

des Mammifères! Ajoutons encore, à propos de l'origine des Mammifères, que — d'après les recherches récentes — celle-ci semble être monophylétique. Nous nous permettons de citer ici l'opinion de WATSON (1916), qui a été amené par ses études craniologiques, faites sur les Monotrèmes, à l'idée que ceux-ci constituent

« ... the much specialised descendants of very early (probably only just post Therapsid) mammals ». (D. M. S. WATSON, « The Monotreme Skull: A Contribution to Mammalian Morphogenesis. »)

En tout cas, l'idée du monophylétisme des Mammifères a trouvé, dernièrement, bien des partisans parmi les zoologistes, pour n'en citer que BROOM, WATSON, GREGORY, WILLISTON, ABEL, WEBER, DOLLO etc.

De même, les récentes recherches paléontologiques (ABEL, 1922) semblent confirmer l'idée que les Monotrèmes (actuels et fossiles) dérivent des Allothériens MARSH (= Multituberculés COPE).

VOL. 11 1930

Conclusions.

Si nous nous sommes tant occupés du problème de l'origine des Mammifères, c'est à cause de son importance pour la question qui nous intéresse, c'est-à-dire celle du lacrymal. Il suffit, en réalité, d'admettre avec nous que les Mammifères ne dérivent pas des Cynognathomorphes, pour ne plus être de l'avis de CUVIER, OWEN et GREGORY. Car, en somme, l'argument employé par GREGORY contre la conception de GAUPP du lacrymal, consistait en ce que le lacrymal des Cynodontes s. str. ressemble à celui des Mammifères, ainsi que cet os — chez les Reptiles nommés — manifeste une tendance à usurper la place du préfrontal.

Or, tout ceci n'est vrai que pour les Cynognathomorphes — mais ceux-ci ne peuvent être considérés comme étant les ancêtres des Mammifères, puisqu'ils sont trop spécialisés.

Donc, ce n'est pas là-dessus que l'on pourrait se baser pour expliquer l'évolution du lacrymal, d'autant plus que les autres Thérapsides — parmi lesquels se placent aussi les véritables ancêtres des Mammifères — manifestent de tout autres tendances.

En effet, comme nous l'avons vu, chez tous les Thériodontes non-Cynognathomorphes le préfrontal prédomine sur le lacrymal.

Ceci est vrai aussi bien pour les Gorgonopsiens, que pour les Théocéphaliens et les Bauriomorphes.

Il n'y a, chez ces animaux, aucune tendance à ce que le préfrontal disparaisse. De plus, il occupe chez eux toujours le bord antéro-supérieur de l'orbite — donc, tout à fait comme le lacrymal des Mammifères.

Au contraire, quant au lacrymal, nous avons vu, que, seuls, les Cynognathomorphes le conservent, pour ainsi dire, intact. Chez tous les autres Thériodontes il diminue de taille!

Il s'impose alors à l'esprit que, finalement, cet os (*le lacrymal des Reptiles*) *doit avoir disparu chez les pro-Mammifères, sa place étant occupée en partie par le préfrontal, en partie par les autres os adjacents.*

In en résulte que c'est le préfrontal des Reptiles qui doit être considéré comme l'homologue du lacrymal des Mammifères.

N'y a-t-il pas, d'ailleurs, d'autres raisons pour admettre notre conception?

Si! Et elles sont nombreuses.

Examinons en quelques-unes!

Quoique notre connaissance des Multituberculés est encore loin d'être parfaite, il y a là, cependant, quelques acquisitions qui peuvent éclairer certains points liés à notre problème.

Ainsi, si nous regardons le crâne de Tritylodon longævus — Mammifère excessivement primitif — voici ce que nous y observons (fig. 18).

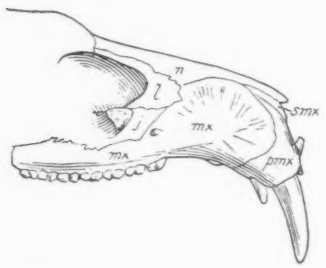


Fig. 18. *Tritylodon longævus.* D'après Broom (Gregory). *l* lacrymal.

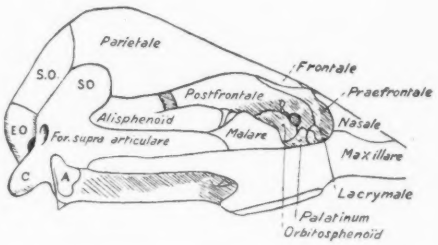


Fig. 19. *Ornithorhynchus paradoxus juvenis.* D'après Seeley.

L'os lacrymal est situé au bord antéro-supérieur de l'orbite, entre les nasal, frontal, maxillaire et jugal. Or, la ressemblance entre ce lacrymal et le préfrontal de Bauria est vraiment frappante!

La seule différence consiste en ce que celui-ci n'a pas de contact avec le jugal, tandis que chez Tritylodon bien — ce qui est, d'ailleurs, tout à fait compréhensible; vu l'absence d'(ad)lacrymal chez Tritylodon.

Bien probablement, celui-ci présente un os lacrymal très primitif (d'ailleurs, Tritylodon appartient aux Multituberculés très primitifs!).

De même, chez un autre Multituberculé, Desmostylus hesperus, nous trouvons encore un lacrymal très primitif.

Nous voyons (fig. 19), en réalité, que chez Desmostylus cet os est situé au bord antéro-supérieur de l'orbite, entre le frontal et le maxillaire. Quant aux os nasaux, ils sont racourcis, poussés en avant, de façon à ne plus entrer en contact avec le lacrymal. De plus, chez ce Mammifère il n'y a pas encore de contact lacrymo-jugal (ceci est connu grâce aux travaux d'O. P. Hay), car le maxillaire envoie une apophyse qui s'intercale entre ces deux os. — Encore une fois nous nous trouvons en présence d'un lacrymal mammiférien,

qui ressemble vivement au préfrontal des Thériodontes. Cette fois, la ressemblance saute aux yeux. (Nous ne faisons pas attention, dans toutes ces considérations, au canal naso-lacrymal, car, tout d'abord, son parcours n'est pas connu, secundo, pour des raisons exposées plus haut.)

D'après ABEL, faut-il considérer les Multituberculés (et surtout le groupe des Desmostylides) comme voisin des *Monotrèmes*.

D'une façon générale, ceux-ci — les formes actuelles au moins — n'ont pas de lacrymal. Cependant, il y a des auteurs qui prétendent l'avoir vu chez de très jeunes individus, chez lesquels on peut encore distinguer les sutures séparant les os. Mais même ceux qui ne l'ont jamais vu, supposent que ces Mammifères avaient un lacrymal, mais qu'ils l'ont perdu, ou bien qu'il s'est soudé avec le maxillaire (KÖSTLIN) ou avec le frontal (J. F. VAN BEMMELEN). Chose curieuse, SEELEY a décrit un crâne d'Ornithorhynche, chez lequel en dessous du préfrontal se trouvait encore un autre os, plus petit que le précédent (SEELEY l'appelle « lacrymal ») (fig. 20).

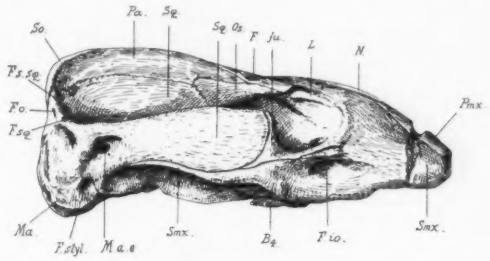


Fig. 20. *Desmostylus hesperus*. D'après ABEL.

Si ce n'est pas une erreur, comme VAN BEMMELEN le suppose (1901), cela prouverait, peut-être, la conception de WATSON, qui prétend que les Monotrèmes dérivent des animaux post-Reptiliens primitifs (v. plus haut); par conséquent aussi des Multituberculés très primitifs qui ont encore conservé les deux os.

Malheureusement, nous ne savons pas si l'individu de SEELEY présentait une « anomalie », ou bien si l'on ne pourrait pas déceler de traces des deux os dans l'embryogénie des Monotrèmes, nos connaissances à ce sujet étant incomplètes à ce jour.

De même, nous ne connaissons point de Multituberculés qui aient conservé les deux os en question.

Quoi qu'il en soit, l'examen du crâne de certains Multituberculés, comme Tritylodon et Desmostylus,[1] nous incline à penser que ce sont eux qu'il faut considérer comme étant les Mammifères les plus primitifs au point de vue de l'os lacrymal (d'ailleurs, il semble qu'ils le sont aussi en général), leur lacrymal ressemblant le plus au préfrontal des Reptiles.

De là, deux conclusions:

a) *La transition des Thériodontes aux Mammifères s'est faite de telle sorte que le préfrontal a été poussé en avant et en bas (à cause d'accroisse-*

[1] Je ne parle pas d'autres représentants de ce groupe, qui n'ont plus de lacrymal du tout (Polymastodon); chez ceux-ci, qui ressemblent à Desmostylus (arcade zygomatique!), il est, peut-être, soudé avec le maxillaire?

ment progressif du frontal), en arrivant ainsi jusqu'au milieu du bord antérieur de l'orbite. Bien probablement, c'est ce stade ce qui est réalisé par Desmostylus et — encore plus nettement — par Tritylodon.

b) *Cette manière de déplacement du préfrontal a entrainé la disparition du lacrymal reptilien chez les Mammifères et — par conséquent — le trou lacrymal a dû passer par le nouveau « lacrymal » des ceux-ci, c'est-à-dire par l'homologue du préfrontal des Reptiles.*

Fig. 21. *Amphiproviverra.* D'après SINCLAIR (GREGORY).

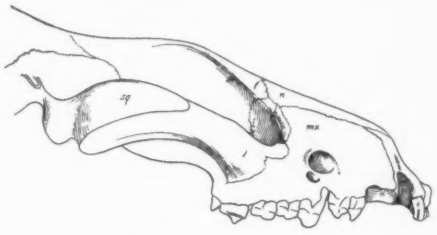


Fig. 22. *Borhyæna.* D'après SINCLAIR (GREGORY).

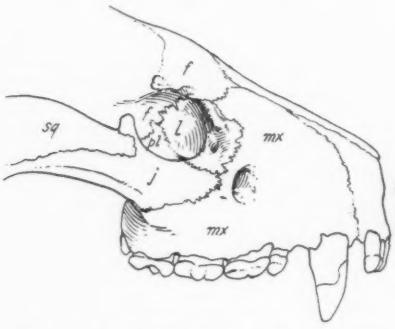


Fig. 23. *Sarcophilus.* D'après GREGORY.

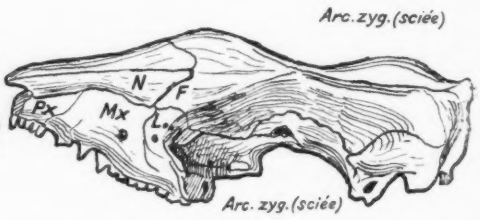


Fig. 24. *Didelphis azaræ.* Orig.

Or, si nous admettons ce point de vue, et rien ne nous en empêche, l'évolution du « lacrymal » des Mammifères devient tout à fait claire.

En effet, ce même déplacement du préfrontal, qui a eu lieu par suite d'un déplacement analogue du frontal, nous explique les modifications essentielles dans la région préorbitaire que se sont produites chez les Mammifères. Nous nous bornons ici à en donner quelques exemples empruntés aux Marsupiaux.

Ainsi, il semble bien — d'après LYDEKKER (c'est, d'ailleurs, aussi l'avis d'O. ABEL) — que les Sparassodontes (= Borhyænides) sont des formes très voisines des Dasyurides. Or, chez Amphiproviverra — un Sparassodonte très primitif — nous voyons encore (fig. 21) un large contact lacrymo-nasal. Chez Borhyæna, qui en est le représentant le plus évolué, ce contact devient

déjà moins large (fig. 22), à cause d'une réduction de la partie supraorbitaire du lacrymal (analogie avec la tendance manifestée chez Bauria!). Enfin, chez Sarcophilus (fig. 23) qui est déjà un Dasyuride actuel, ce contact n'existe plus du tout, parce que le frontal est poussé si loin en avant, qu'il y a un contact fronto-maxillaire. Celui-ci est aussi réalisé chez Didelphis, bien que d'une autre façon: ici (fig. 24) c'est plutôt le maxillaire qui envoie une apophyse parallèle au bord antéro-supérieur de l'orbite, de façon à rejoindre le frontal et à séparer le nasal du lacrymal. Ajoutons encore que — chez Didelphis — la partie supraorbitaire du lacrymal est encore bien développée (primitif!).

Remarquons ici, de plus, que les Didelphidæ sont considérés comme les plus primitifs parmi les Marsupiaux actuels (Huxley, Dollo).

VOL. 11 1930

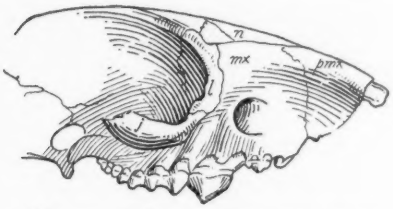


Fig. 25. *Palæothenthes intermedius.* D'après Sinclair (Gregory).

Fig. 26. *Wynyardia.* D'après Spencer (Gregory).

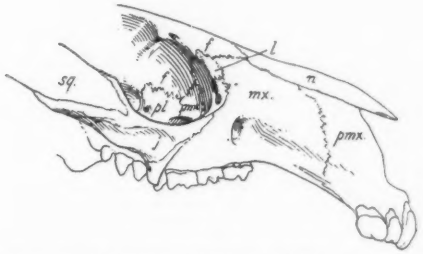


Fig. 27. *Macropus* (Halmaturidæ). D'après Gregory.

Il serait, peut-être, intéressant de citer ici le cas (tout à fait analogue aux précédants) de Palæothenthes. Celui-ci est un Mammifère fossile du miocène de Santa-Cruz (Patagonie) de la famille des Epanorthidæ. L'on sait que ce sont des animaux voisins des Cænolestides actuels (O. Thomas). Or, le lacrymal de Palæothenthes (fig. 25) a encore une portion supraorbitaire (rélativement longue). Cette portion est séparée du nasal par une apophyse du frontal qui s'y intercale pour former un *court* contact frontomaxillaire. Chez Cænolestes, au contraire, la portion faciale du lacrymal n'occupe que le bord antérieur de l'orbite, le frontal est fortement allongé dans le sens oral et le contact fronto-maxillaire est bien développé. Nous voudrions encore citer ici un animal — excessivement intéressant — que l'on connait grâce aux recherches de Baldwin Spencer. Nous parlons de Wynyardia bassiana, du miocène de la Tasmanie. Son interêt consiste en ce qu'il est très primitif par rapport aux autres Diprotodontes. De plus, il semble même qu'il soit tout près des ancêtres de ceux-ci, c'est-à-dire des

Polyprotodontes (O. ABEL). Quoi qu'il en soit, son lacrymal (fig. 26) est très primitif : sa portion supraorbitaire est encore bien développée, et le contact lacrymo-nasal est bien marqué. Or, chez les formes ultérieures des Diprotodontes — comme, par exemple, chez les Halmaturidæ, ce contact a déjà disparu, et c'est le contact fronto-maxillaire qui s'est déjà établi — tout à fait comme dans les exemples précédents. Moins marqué chez les Diprotodontes inférieurs, ce contact atteint une belle longueur chez les formes très évoluées, comme chez les Halmaturidæ (fig. 27).

Ce sont autant d'exemples qui plaident en faveur de notre conception du préfrontal, ainsi que de son déplacement progressif, que nous avons supposé.

Quant à l'évolution ultérieure du lacrymal des Mammifères qu'il a subi chez les différents groupes (Créodontes, Tæniodontes, Insectivores etc.), nous n'allons pas nous en occuper, car tous ces animaux sont déjà des formes ultra-évoluées, qui ne peuvent plus éclairir le problème qui nous intéresse. D'ailleurs, le lecteur trouvera tous les détails s'y rattachant chez GREGORY.

Rappellons encore que notre conception — bien que suggérée par d'autres raisonnements et par d'autres méthodes — trouve un excellent appui dans les arguments de GAUPP, basés sur des recherches embryologiques.

Enfin, pour terminer notre travail, nous nous permettons cette suggestion :

Si l'on conserve le terme « adlacrymal » pour le « lacrymal » des Reptiles (conformément à la proposition de GAUPP), il vaudrait mieux créer un nom spécial pour leur préfrontal, qui n'est, en somme, que le lacrymal des Mammifères. Désigner le préfrontal par le terme « lacrymal » (ABEL, VON HUENE), serait peu commode, car cela pourrait donner lieu à plusieurs confusions.

C'est pourquoi nous proposons pour le préfrontal des Reptiles un nom qui rendrait impossible toute confusion, et qui, en même temps, contiendrait une indication morphologique : *"Supralacrymal"*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.[1]

Pour la bibliographie, v. :

GREGORY, W. K., « Studies in Comparative Myology and Osteology », Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 42, 1920.

— « Critic of rec. Work on the Morphol. of the Vertebrate Skull, especially in relation to the Origine of Mammals », Journ. Morph., vol. 24, 1913.

[1] Cet index ne contient pas : les traités d'anatomie comparée (GEGENBAUR, SCHIMKEWITCH etc.), de paléozoologie (ZITTEL, ABEL), des traités spéciaux sur les Mammifères et sur les Reptiles (BRONN's Tierreich), ainsi que les articles constituant de petites monographies des certains reptiles (VON HUENE, VON ARTHABER, etc.), qui ont été employés pour le travail présent.

Les noms de ces auteurs sont — le plus souvent — marqués dans le texte.

En plus :

ABEL, O., « Desmostylus : ein mariner Multituberculate aus dem Miozän der nordpazifischen Küstenregion », Acta Zoologica, Bd. 3, 1922.

— plusieurs articles dans WEBER, « Die Säugetiere », 1928.

ANTHONY, R., « Le Déterminisme & l'Adaptation morphologique », Paris 1922.

GAUPP, E., « Die Entwickelung des Kopfskelettes », 1906, dans HERTWIG, « Handbuch der Entwickelung der Wirbeltiere », vol. 2.

HERTWIG, O., « Über die Stellung der vergleichenden Entwickelungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie », 1906, ividem.

— « Das Werden der Organismen », 1918.

WILLISTON, S. W., « The Osteology of the Reptiles », Cambridge, 1925.

WEBER, M., « Die Säugetiere », 1928.

VOL.
11
1930

VOL.
11
1930

MORPHOLOGY OF THE ANTERIOR ARTERIES OF SHARKS

BY

JULIAN D. CORRINGTON

Zoological Laboratory, Cornell University.

CONTENTS:

Introduction 185
Historical 186
Variations encountered 187
The region discussed 189
Synopsis of the anterior arteries in sharks 190
Morphologic history of the arteries:
Afferent branchial 191
Efferent branchial 194
Hypobranchial 205
Coronary 223
Carotid 225
Cerebral 251
Summary 254
Method 256
Literature cited 258

INTRODUCTION.

Since the time when the circulatory system of fishes was first comprehensively investigated by JOHANNES MÜLLER, a great deal of attention has been paid to this subject, resulting in a voluminous and scattered literature. Consequent to the amount and diversity of the work performed, much confusion and mis-statement of fact occurs both in texts, laboratory manuals, and special papers, and it has therefore seemed desirable to revise that portion of the field in which the greatest difficulty has been encountered, — the arteries of the head. Sharks, of all living chordates, will most clearly elucidate the ancestral conditions, and since it would seem that we already have sufficient developmental data, the writer has approached the subject from the point of view of comparative anatomy. An endeavor has been made to bring together and harmonize the results of all known morphological and embryological investigations, controlling and augmenting by means of additional studies.

Specimens of suitable size and in proper variety are becoming increasingly difficult to secure of late, and the writer is especially indebted to two firms for their coöperation in the matter of supply. Mr. ALFRED EHRENREICH, President of the Ocean Leather Company, courteously invited a visit to that one of the firm's plants located at Morehead City, N. C., and the General Biological Supply House, of Chicago, succeeded in getting some Pacific types. Thanks are also due BECTON, DICKINSON, and Company for providing a cut of the syringe used in injection (fig. 24), as described later under method.

Grateful acknowledgment is made of the helpful advice and suggestions of Dr. H. D. REED, under whose direction this investigation was performed.

HISTORICAL.

Twelve milestones designate the more important acquisitions to our knowledge in this field:

1. In 1839 JOHANNES MÜLLER published the fourth chapter, dealing with the vascular system, in his classical *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden,* and in which numerous references attested his exhaustive knowledge of the blood vessels of elasmobranchs. His dissections included: Alopias, Carcharias, Centrophorus, Catulus, Galeorhinus, Galeus, Hexanchus, Lamna, Notorynchus, Rhina, Spinax, Scymnus, Myliobatis, Raja, Rhinobatus, Torpedo, and Trygon.
2. MÜLLER and HENLE (1841), *Systematische Beschreibung der Plagiostomen.*
3. Detailed descriptions and figures of the head arteries in sharks were first offered by HYRTL (1872) in *Die Kopfarterien der Haifische.* As a pioneer worker in this field, HYRTL published some ten papers between the years 1838 and 1872, and engaged in numerous controversies with MÜLLER, RATHKE, and others upon the homologies of various vessels.
4. The cornerstone embryological treatise is that of BALFOUR, who began his *Development of Elasmobranch Fishes* in 1876. The separate papers were collected as a monograph two years later.
5. From 1882 to 1906, DOHRN issued the many parts of his *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers,* in which was included the first comprehensive account of the ontogeny of selachian head arteries.
6. The initial complete description of the blood-vascular system of any species of shark was that of T. J. PARKER, *On the Blood-Vessels of Mustelus Antarcticus,* in 1886. Excellent on the whole, it contained several homologies since rejected.
7. RAFFAELE (1892), *Richerche sullo svilluppo del sistema vascolare nei Selacei,* added further embryological data.

8. Allis, in 1897, published the first of a long series of morphological papers on the branchial and cranial anatomy, and especially the arteries, in many fish forms.
9. Anatomical: Carazzi (1905), *Sul sistema arterioso di Selache maxima e di altri Squalidi.*
10. Embryological: Scammon (1911), *Normal Plates of the Development of Squalus acanthias.*
11. Systematic: Garman (1913), *The Plagiostoma.*
12. Finally, *The Elasmobranch Fishes* by Daniel in 1922 is a complete and most excellent comparative anatomy of this group.

This brief survey would hardly be complete without mention of that monumental aid to all ichthyologists, the *Bibliography of Fishes*, issued in three parts by Dean, in 1916, 1917, and 1923. For other exhaustive bibliographies the reader is referred to the above listed works of Daniel, Scammon, Müller and Henle, and Garman, in the order named.

VOL. 11 1930

VARIATIONS ENCOUNTERED.

The importance of individual variation as a factor in the alteration of the ancestral pattern is usually not adequately stressed in morphological studies. Most investigators have limited themselves to one or two specimens in their dissections and where these have differed from whatever average condition might be considered as normal for the species, have been apt to assign improper values. No organs of the body appear to be more susceptible to variation than those of the vascular system. The following synopsis of variations noted in the present study will explain references to such conditions in the principal chapters:

1. *Anastomoses* between subsidiaries of primarily independent trunk lines, as that between the subclavian and hypobranchial. Sprouts from different sources frequently encroach upon the same territory and may link up into a continuous vessel.
2. *Captures.*
   A. *Of territory.* An artery originally foreign to a given region may expand so as to occupy this site contemporaneously with the native vessel, or may even displace, wholly or in part, the indigenous member. An example is the invasion of the spiracular retia by a branchial commissure at the expense of the primary afferent branchial, which atrophies later in development, an alteration correlated with a change in function of the pseudobranch.
   B. *Of vessels,* as a result of an anastomosis. Such a diversion profoundly modifies the size, direction, position, number, and relationships of the parts concerned, and effects a reversal of current. This type of

variation may be observed during the later embryological history of the collector arteries of the demibranchs, where the ellipse around each gill is altered to a loop around each cleft, due to capture by commissures.

3. *Shifting:* a change in
   A. *Source,* as occurs in the origin of the external carotid.
   B. *Derivatives;* minor branches never have quite the same relationships in different specimens.
   C. *Trajectory;* a vessel never follows exactly the same route in any two examples.
   D. *Terminus.* By expansion or by capture, an artery may supply a part not originally included within its precinct. Thus a segmental twig became the subclavian during acquisition of pectoral fins.

   One type of shifting produces

4. *Fusion.*
   A. *Axial.* Paired vessels may fuse to form a single median structure, as in the dorsal aorta.
   B. *Paraxial.* Bilateral fusing of vessels which are not members of a pair, shown by the formation of certain afferent branchials; or unilateral fusion, producing asymmetry. Either fusions or capture may lead to
5. *Convergence;* illustrated by the symmetrical confluence of the commissures which build up the median hypobranchial artery.
6. *Divergence:* the coracoid artery may split into paired epicoracoids.
7. *Interpolations;* the presence of abnormal or supernumerary elements, such as the "unpaired head aorta" of HYRTL.
8. *Heterochronia.*
   A. *Precocious:* the ophthalmic artery is one of the earliest vessels to form in the embryo, appearing long before its ultimate terminus, the choroid coat of the eye.
   B. *Retarded:* the coronary vessels cannot be established until the entire hypobranchial system, — of which they are derivatives, — is well formed. This takes place late in development, subsequent to the completion of the heart.
9. *Alterations* of
   A. *Function,* as in the spiracular retia of some sharks, where the change has been from aëration to pressure regulation.
   B. *Extent.*
      a. *Increase:* the efferent pseudobranchial artery is folded upon itself many times and has far greater length than the distance to be traversed in certain sharks.
      b. *Decrease:* in higher forms the branches of the orbitals reach the eye muscles more directly than is the case in lower types.

C. *Caliber.*

a. *Augmented:* the dorsal lateral artery frequently assumes a diameter and importance far greater than usual.

b. *Diminished:* occurring in posterior vessels of the hypobranchial circulation in higher groups. This condition may lead to

10. *Elision;* complete atrophy of once functional units. The caudal section of the lateral hypobranchial suffers this fate in many forms. Diminished caliber may also be expressed as

11. *Asymmetry* of

A. *Development.* The pericardial arteries illustrate a graded series of this type of variation, from symmetrical pairs through unequal mates to complete loss of one member, wherein the other captures the territory involved. Shifts account for inequality of

B. *Relationship.* Segmentals are seldom precisely paired.

VOL. 11 1930

THE REGION DISCUSSED.

All arteries originating within the head are considered in this paper. All of these are intimately bound up with the branchial circulation, even those most remote in the adult arising in development as sprouts from the aortic arches. Six regional divisions, of no morphological significance, but of great convenience in description may be recognized and delimited as follows:

1. The *afferent branchial* arteries extend from the ventral aorta, carrying impure blood into the gills. Capillaries from these reunite to form the
2. *Efferent branchial* arteries, conveying the now oxygenated blood to the following four divisions:
3. The *hypobranchial* arteries supply the ventral pharyngeal region, thyroid, gill septa, pericardial walls, esophagus, and form the
4. *Coronary* arteries for the heart.
5. The *carotid* arteries continue the dorsal aorta forward, nourishing all dorsal structures cephalad of the gill region, and give rise to
6. The *cerebral* arteries for the brain, and for those paired lateral sense organs which represent extensions of the brain.

A set of original figures accompanies the descriptive matter of each of these subdivisions. For this purpose *Galeus glaucus* (*Prionace glauca*) was selected as presenting the greatest complexity and most interesting conditions of any form so far investigated, and also because it has not been previously illustrated. In addition, several of HYRTL's well known plates have been reproduced and relabelled to conform with the homologies herein advocated.

A complete synopsis of the head arteries follows:

- Precardiac arteries
  - pharyngeal
    - trunk lines
      - ventral aorta
        - posterior innominates
        - anterior innominates
      - dorsal aorta, precardiac section
        - paired
        - median
    - respiratory
      - afferent branchials
      - efferent collectors
      - efferent branchials
      - branchial commissures
        - terminals
          - dorsals
          - ventrals
        - intermediates
    - nutritive
      - branchial
        - dorsal nutrients
        - ventral nutrients
      - muscular
        - segmentals
        - subclavians → dorsal lateral
        - hypobranchials
          - commissures
            - laterals
            - medians
          - laterals
            - hyomandibular
            - thyroid
            - submental
          - medians
            - median thyroid
            - coronaries
              - ventral
              - dorsal
            - pericardial → epigastric
            - coracoid
              - epicoracoids → anterior lateral
              - extrabranchials
  - cranial
    - musculonutrient
      - external carotids
        - orbital
        - buccal
          - maxillary
          - mandibular
        - nasal
        - rostral
    - neuronutrient
      - internal carotids (paired aortæ)
        - optic
        - cerebrals
          - posterior → myelonal
          - middle
          - anterior
      - pseudobranchials
        - afferent
        - efferent → opthalmic
          - anterior choroidal
          - posterior choroidal

MORPHOLOGIC HISTORY OF THE ARTERIES.

I. THE AFFERENT BRANCHIAL SYSTEM.

VENTRAL AORTA — Balfour, T. J. Parker, Kingsley, Daniel.

Aorta — Claus.
Aorta ascendens — Claus, Kingsley.
Artère branchiale — Milne Edwards, Cuvier & Valenciennes.
Arteria branchiale — Carazzi.
Arteria branchialis — Müller.
Branchial artery — Balfour, Allen, Monro, Owen, Gegenbaur.
Cardiac aorta — Claus, Huxley.
Gemeinsame Kiemenarterie — Vogt & Yung.
Hauptstamm der Kiemenarterie — Wiedersheim.
Kiemenarterienstamm — Stannius.
Tronco dell'aorta — Emery.
Truncus arteriosus — Hochstetter, McKenzie.

Figs. 1—9, 12, 15—17; *VA*.

Running forward in the deep musculature of the floor of the interbranchial region, this median trunk sends an afferent branchial artery into each gill septum, and these derivatives are always paired symmetrically. Caudad of the mandibular symphysis the aorta divides right and left to form either the first or the first two pairs of afferents. It is a very uniform structure in all selachians, inherited from lower groups.

AFFERENT BRANCHIAL ARTERIES — T. J. Parker, Allen, Allis, Kingsley, Daniel.

Artères branchiales propres — Milne Edwards.
Arteria branchiales — McKenzie.
Arterie branchiali — Emery.
Arterie afferenti — Carazzi.
Branches of branchial artery — Monro, Rameau, Cuvier & Valenciennes.
Branchial arteries — Claus.
Kiemenarterien — Müller, Hyrtl, Stannius, Vogt & Yung.

Figs. 2—10, 12, 15—17; *ABA*.

Each of these vessels courses through the deep mesal portion of its gill, lying just ectad of the gill arch (fig. 10, *ABA*) and gives off branches (*ABAr*) right and left to the two demibranchs. The main stem constantly diminishes until it is exhausted at the upper extremity of the septum. The hyal afferent differs from the remainder only in that it supplies arterioles to but a single demibranch, the posterior hyoidean.

The bases of the first two and last two afferents frequently fuse during development into anterior and posterior innominate arteries (Ayers) (figs. 12, 15, *AIA*; 16, *PIA*). The third afferent always

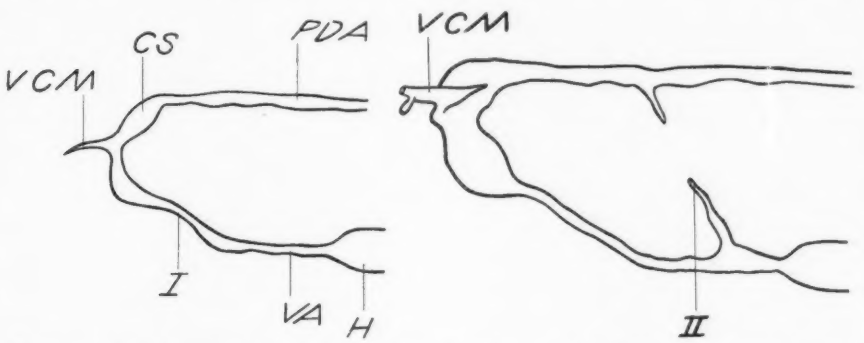
VOL. 11 1930

arises separately in sharks, but has fused with the last two in rays. The number of afferent branchials depends on the number of gills: 7 in Notorynchus and Heptranchias; 6 in Chlamydoselachus, Hexanchus, and Pliotrema; and 5 in all others. Heptranchias (Heptanchus) is the only known species to date in which the base of each afferent is separate (ALLIS, 1912. 2) there being accordingly no innominate arteries. This is the case also in Chimæra (ALLIS, 1912. 4). Notorynchus, Chlamydoselachus, and Galeus have an anterior but no posterior innominate, while other known species have both. The writer observed no variations in the innominates and few are to be expected, though ALLIS (1923) records an example in Chlamydoselachus. In some forms, as Galeorhinus (Mustelus) canis (FERGUSON, 1911) the last two afferents may arise side by side so that it is difficult to say whether they have a common stem or not. Other species of this genus have been figured as possessing a posterior innominate.

A more interesting and important variation in this system is recorded by ALLIS (1911. 2) in Chlamydoselachus, where each of the six afferent arteries was united with its neighbors both dorsally and ventrally by commissural loops, forming a complete venous circulation around each gill cleft, exactly as is the case with the arterial ellipses of the efferent collectors. Wishing to see if there was any trace of this unique arrangement in a related form, he next (1912. 2) investigated Heptranchias perlo (Heptanchus cinereus) and found the ventral ends of the first two and last two afferents so connected; slender vessels arising from the ventral ends, forward surface, of the remainder, but failing to establish connection; and each afferent turning back dorsally part way around the upper end of the cleft in rear, but not completing a commissure. Other genera have not been investigated in this particular, or show no traces of such a system. AYERS's (1889) paper on Chlamydoselachus overlooked these commissures entirely, and DANIEL (1922) gives the complete anatomy of Notorynchus platycephalus, a closely related form, but does not record them, nor does he cite the above paper by ALLIS in his excellent sets of bibliographies. However, DANIEL was aware of the conditions in Chlamydoselachus and we must presume he sought for but did not find any trace of such construction in Notorynchus.

The questions then arise, is Chlamydoselachus primitive or specialized in this particular, and is Heptranchias undergoing development or reduction? The basic position of these sharks would incline one to accept the idea of ALLIS, that Chlamydoselachus shows the ancient condition and that Heptranchias is in the intermediate stage of reduction of these loops, which in all other forms have entirely aborted. This is the first of many excellent examples encountered in this study which demonstrate the futility and grave danger of arguing from the evidence of dissection without recourse to observations of development.

A glance at figures 1—9 will acquaint the reader with the method of formation, growth, and modification of the primary aortic arches. It will be noted that the efferent vessels are produced from the afferent by a process of budding and that they later capture the territory of the latter and supplant them, so that the afferents are no longer connected with the dorsal aorta. Not only is there no indication of the transient existence of afferent commissures, but it is also clear that they could not form until a considerably later stage, and therefore in Chlamydoselachus they, like all anastomoses, are among the most recent acquisitions of the branchial arches. They are hence a secondary and specialized condition — an interpolation — in Chlamydoselachus, and probably incipient in Heptranchias. Their utility



Figs. 1—9. Development of the head arteries in sharks; semi-diagrammatic lateral aspects.

Fig. 1. *Squalus acanthias*, embryo of 4.8 mm., 26 somites. From SCAMMON. *CS* cephalic sinus; *H* heart; *PDA* paired dorsal aorta; *VA* ventral aorta; *VCM* vena capitis medialis; *I* mandibular aortic arch.

Fig. 2. *Squalus acanthias*, embryo of 5.2 mm., 35 somites. From SCAMMON. *VCM* vena capitis medialis; *II* hyoidean aortic arch.

would seem to be slight and a high degree of variability should be met with when a greater number of examples have been explored. That these loops are by no means as valuable to the animal as are the efferent ellipses may be inferred from (1) the almost total absence of the former and universal presence of the latter, and (2) the fact that efferent loops produce several important non-respiratory stems while the afferents naturally do not.

AFFERENT BRANCHIAL ARTERIOLE — Daniel.

Afferent filament artery — Allen.
Ast der Kiemenarterie — Müller.
Branches of the afferent artery — T. J. Parker.
Une branche à chacun de ces feuillets — Cuvier & Valenciennes.

Figs. 10, 12; *ABAr.*

These are the twigs which convey blood from the afferent stem, one to each branchial filament, and end in respiratory capillaries. Venous blood courses up the inner (septal) face of the filament, and after purification returns down the outer (gill cleft) border via the efferent arteriole. Afferent arterioles for the anterior demibranch of a gill are three times as numerous but only one third the size of those for the posterior. This is because they are free to deploy at any and all points along the path of the afferent trunk, while the posterior twigs can pass out only between the interstices of the branchial rays. In Triakis semifasciata each of these larger posterior arterioles supplies seven filaments. To demonstrate this arrangement and the distribution of these fine vessels it is best to slit open an afferent artery from its mesal surface and inspect the lateral half of the lumen.

II. THE EFFERENT BRANCHIAL SYSTEM.

EFFERENT BRANCHIAL ARTERIOLE — Daniel.

Ast der Kiemenvene — Müller.
Branches of the efferent arteries — T. J. Parker.
Efferent filament artery — Allen.
Une veine branchiale — Cuvier & Valenciennes.

Figs. 10, 12; *EBAr.*

There are two sets of these tiny twigs for each series of afferent arterioles. For this reason, and inasmuch as each filament has its own efferent vessel, the efferents are much smaller and more numerous than the afferents. At the base of each demibranch the efferent arterioles are received by an

EFFERENT COLLECTOR ARTERY — Daniel.

Artères epibranchiales — Milne Edwards (in part).
Arteria efferente — Carazzi (in part).
Branchial vein — Balfour, Monro, Owen, Huxley, Gegenbaur, Claus, Rolleston, Macalister.
Efferent branchial artery — T. J. Parker, Allen, Allis (in part), Kingsley (in part).
Epibranchial artery — Claus (in part).
Kiemenvene — Müller, Hyrtl, Stannius, Vogt & Yung.
La grande veine de la branchie — Cuvier & Valenciennes.
Vene branchiali — Emery.

Figs. 5—10, 12—16, 18; *AECA, PECA.*

These vessels run at right angles to the arterioles which build them up and conform to the semicircular curve of the adjacent skeletal arch. There is always a collector for each demibranch in sharks, and though PARKER (1886) figured but one to the gill in Callorhynchus, ALLIS (1912.4) finds two in Chimæra except in the last gill, where the posterior collector, small

in sharks, has aborted. In the absence of an anterior hyoidean demibranch, what is probably a vestige of its former collector has shifted its attachment to the hypobranchial system, with a corresponding change in function, and will there be discussed under the name of hyomandibular artery (p. 214).

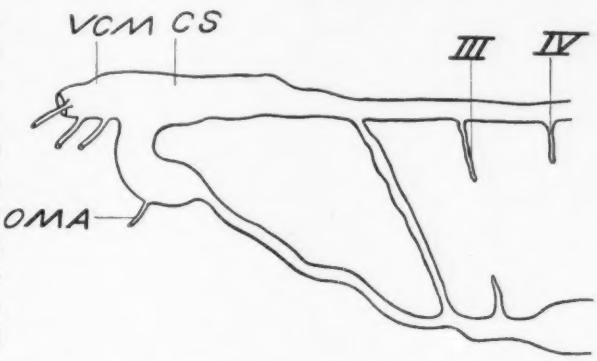


Fig. 3. *Squalus acanthias*, embryo of 7.5 mm., 53 somites. From SCAMMON.
CS cephalic sinus; *OMA* ophthalmic artery (ophthalmica magna); *VCM* vena capitis medialis; *III, IV* aortic arches.

As can be seen in figures 1—9, any aortic arch except the first is formed by the coalescence of sprouts from the dorsal and ventral aortæ. A bud then appears near the upper end; posteriorly in the hyoidean, anteriorly in the others (SCAMMON, 1911, on Squalus), or posteriorly in all (DOHRN, 1884, 1886, with Pristiurus). The bud forks, grows both dorsally and ventrally, and the upper division unites with the dorsal aorta, captures the role of transporting the blood stream to that trunk line, and becomes the definitive efferent branchial artery. The upper section of the primary arch is thus supplanted. The lower division of this growing fork, in the second arch, becomes the efferent collector of the hyoidean demibranch. In other gills, it sends out sprouts which pass mesad of the afferent trunk and expand and coalesce into another collector. The connection between afferent and efferent vessels at the site of the original bud is then ruptured and a capillary network developed between the two systems. Thus the afferent components are primary, the efferent secondary in their morphology. Some of the collectors may transiently unite with the ventral aorta, a fact of doubtful phylogenetic value.

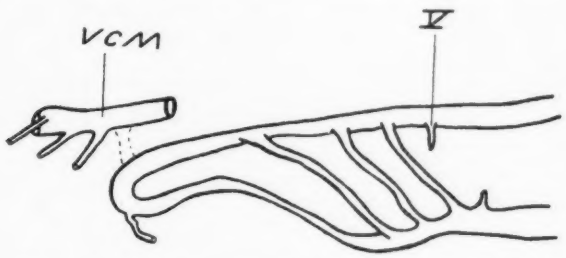


Fig. 4. *Squalus acanthias*, embryo of 11.5 mm., 65 somites. Modified from SCAMMON.
VCM vena capitis medialis; *V* fifth aortic arch.

Soon (fig. 7) the two collectors of a gill unite dorsally establishing an arterial loop around the upper branchial pole, but shortly thereafter this connection is broken and

the posterior collector of arches 3, 4, and 5 swings back above the succeeding gill cleft and unites with the anterior collector of the following arch (fig. 8), thus establishing an arterial loop around the cleft instead of around the gill.

This new development, which is of a fourth order of sequence, may be termed a dorsal branchial commissural artery (figs. 8, 9, 18, 22; *DBCA*). Toward the end of the prenatal period, as shown by DOHRN (1890), such a connective is also formed between the second and third arches (figs. 8, 9) by the union of reciprocal sprouts, but only this later and different method of origin reveals this vessel as not serially homologous with other dorsal commissures, since all appear uniform in the adult. But the last cleft remains without such a loop, for there is no vessel on its posterior, gill-less wall with which the posterior fourth collector might so unite. Chlamydoselachus is the only shark (ALLIS, 1911.2) and Chimæra (ALLIS, 1912.4) the only other described elasmobranch in which the first embryonic construction of commissures is retained and in addition to the later change. Here each posterior collector is united with the anterior collector of its own arch and also with that of the arch next in rear, so that there is a perfectly continuous dorsal commissural chain.

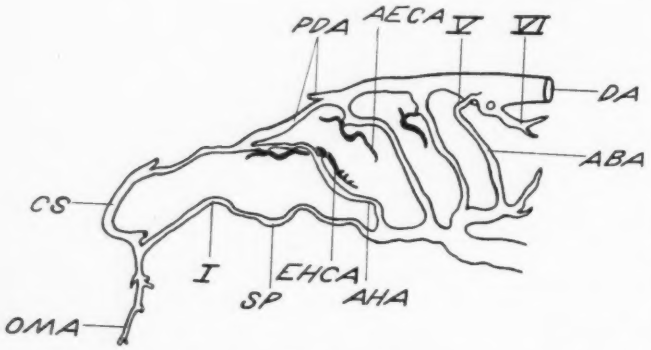


Fig. 5. *Squalus acanthias*, embryo of 15 mm., 86 somites. From SCAMMON.

ABA afferent branchial artery; *AECA* anterior efferent collector artery; *AHA* afferent hyal artery; *CS* cephalic sinus; *DA* dorsal aorta; *EHCA* efferent hyal collector artery; *OMA* ophthalmic artery; *PDA* paired dorsal aorta; *SP* site of pseudobranch; *I, V, VI* aortic arches.

The sprouts by which one collector artery of a gill produces the other (fig. 6) persist in the adult as the intermediate branchial commissural arteries (figs. 7—10, 12; *IBCA*). The number of these short vessels varies widely in different species, and doubtless individual variation will also be found to obtain when a greater number of specimens will have been examined. DANIEL (1922) figures 16-14-11-11-11-11 for the six complete gills of Notorynchus. ALLIS shows 3-7-7-7-7 in Chlamydoselachus (1911.2), 6-6-6-6-0 in Chimæra (1912.4), and 1-1-1-1 in Raja (1912.3). Squalus has usually 4 to 5 in each arch, Galeus 2 throughout, and Triakis 1-1-1-2. In all cases (1) these stems are the only means by which the last demibranch is drained, the last collector having no other connections; (2) these commissures pass mesad of the afferent trunk; and (3) the flow

of blood through them is forward. The evolutionary tendency in these vessels is to concentrate them into a small number of large commissures located at the distal apex of the gill.

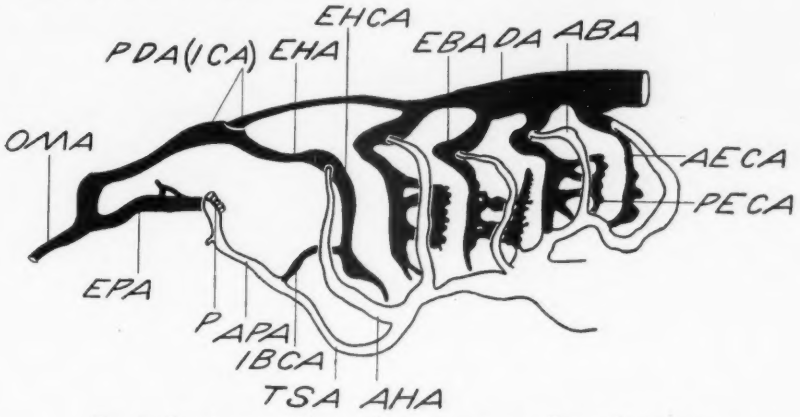


Fig. 6. *Squalus acanthias,* embryo of 20.6 mm. From SCAMMON.

ABA afferent branchial artery; *AECA* anterior efferent collector artery; *AHA* afferent hyal artery; *APA* afferent pseudobranchial artery; *EBA* efferent branchial artery; *DA* dorsal aorta; *EHA* efferent hyal artery; *EHCA* efferent hyal collector artery; *EPA* efferent pseudobranchial artery; *IBCA* intermediate branchial commissural artery; *ICA* internal carotid artery; *OMA* ophthalmic artery; *P* pseudobranch; *PDA* paired dorsal aorta; *PECA* posterior efferent collector artery; *TSA* thyro-spiracular artery.

No matter how many are present in other arches, the hyoid has but a single much enlarged intermediate commissure, except in the isolated case of Galeorhinus (Mustelus) plebejus, where HYRTL (1872) shows two large trunks. This commissure, first both in location and appearance, taps the mandibular aortic arch at the site of the future spiracle (fig. 6) and becomes the afferent pseudobranchial artery of the adult.

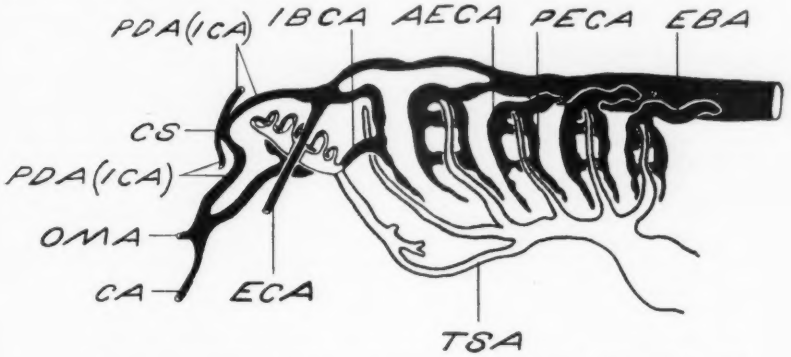


Fig. 7. *Pristiurus,* embryo of about 25 mm. Modified from DOHRN.

AECA anterior efferent collector artery; *CA* cerebral artery; *CS* cephalic sinus; *EBA* efferent branchial artery; *ECA* external carotid artery; *IBCA* intermediate branchial commissural artery; *ICA* internal carotid artery; *OMA* ophthalmic artery; *PDA* paired dorsal aorta; *PECA* posterior efferent collector artery; *TSA* thyro-spiracular artery.

As a final development in this complex branchial apparatus, there is established a series of ventral branchial commissural arteries (figs. 9, 12—16; *VBCA*). Their formation proceeds from anterior to posterior by means of reciprocal sprouts (figs. 8, 9), and ultimately the first four clefts become ringed by a complete arterial ellipse. As was the case with the dorsal commissures, the last cleft is unprovided with a ventral connective also.

EFFERENT BRANCHIAL ARTERY — Daniel, Kingsley (in part).

Aortenwurzeln — Hyrtl, Dohrn.
Artères epibranchiales — Milne Edwards (in part).
Arteria efferente — Carazzi (in part).
Epibranchial artery — T. J. Parker, Allen.
Epibranchial portion — Allis.
Radices aortæ — Wiedersheim.
Venæ branchiales communes — Müller.

Figs. 6—9, 18—22; *EBA*.

Epibranchial was a conveniently descriptive term, since these vessels run from the upper portion of each gill in to the dorsal aorta, a practically horizontal course, and lying *upon* the gill region. But now that DANIEL has given us the apt designation of efferent collector artery for the lower forks which actually gather up the purified blood, we may restrict the use of the name efferent branchial to the upper and single trunk and in that way best express its revehent correspondence to the afferent branchial in their relationships to a gill.

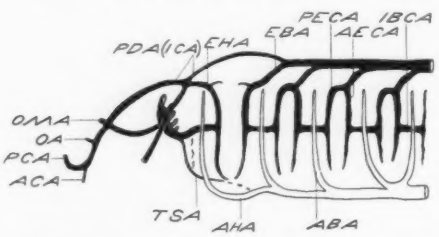


Fig. 8. Later stage, generalized diagram. *ABA* afferent branchial artery; *ACA* anterior cerebral artery; *AECA* anterior efferent collector artery; *AHA* afferent hyal artery; *EBA* efferent branchial artery; *EHA* efferent hyal artery; *IBCA* intermediate branchial commissural artery; *ICA* internal carotid artery; *OA* optic artery; *OMA* ophthalmic artery; *PCA* posterior cerebral artery; *PDA* paired dorsal aorta; *PECA* posterior efferent collector artery; *TSA* thyro-spiracular artery.

The first of the series is the efferent hyal artery (figs. 6—8; *EHA*) which courses forward and has been so long identified with the carotid system that its discussion has been deferred to that section. There follow 4, 5, or 6 efferent branchials, depending on the species, and conforming to the number of gills and of afferents, as previously noted. Usually these are all separate, but in Notorynchus, Heptranchias, Chlamydoselachus, and doubtless in other notidanids, the last efferent joins the penultimate midway of its course so that the two have a common stem thence to the aorta. This condition indicates the approaching loss of the last gill in each case, and is a parallel circumstance

to the fusion of the pharyngobranchials of the last two skeletal arches, so commonly seen in sharks. The first two efferent branchials appear united for half of their extent in rays, but the single section is really paired dorsal aorta. In Chimæra the first two efferents form one common trunk and the last two another, giving the dorsal aorta but two pairs of roots.

In each of the three types of commissure between the two collectors of a gill, or of adjacent gills, the direction of current is such that the anterior collectors are considerably larger than the posterior. The efferent branchials are direct continuations of these anterior collectors instead of taking their departure from the extreme dorsal pole of the gill cleft. The cephalic efferents swing around caudally in a wide curve, the posterior efferents course more nearly in a straight line to the meson. Here each efferent meets its mate symmetrically, the two uniting and at the same time entering the ventral surface of the dorsal aorta, running at that point directly caudad so that the blood stream slips into the major trunk without disturbance.

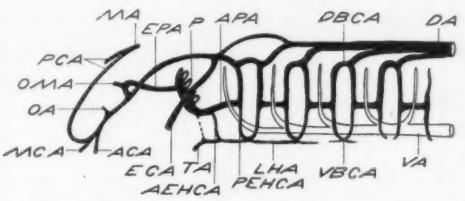


Fig. 9. Stage just previous to assumption of definitive estate; generalized diagram.

ACA anterior cerebral artery; *AEHCA* anterior efferent hyal collector artery; *APA* afferent pseudobranchial artery; *DA* dorsal aorta; *DBCA* dorsal branchial commissural artery; *ECA* external carotid artery; *EPA* efferent pseudobranchial artery; *LHA* lateral hypobranchial artery; *MA* myelonal artery; *MCA* middle cerebral artery; *OA* optic artery; *OMA* ophthalmic artery; *P* pseudobranch; *PCA* posterior cerebral artery; *PEHCA* posterior efferent hyal collector artery; *TA* thyroid artery; *VA* ventral aorta; *VBCA* ventral branchial commissural artery.

From either the dorsal commissures or the bases of the efferent branchials, or both, numerous small twigs come off, the dorsal nutrient branchial arteries (fig. 18; *DNBA*), supplying the dorsal superficial constrictors of the gills, and other muscles of the region. From the evidence of dissection, and especially well shown by the example illustrated (fig. 18), these would seem to have been primarily derived from the first set of embryonic dorsal commissures, — those connecting the two collectors of a gill. Sometimes each nutrient artery confines its distribution to its own branchiomere, but more often one or two become exceptionally developed, and capturing territory originally supplied by serial neighbours, may attain greater size and extent. In Galeus (fig. 18) these vessels link up into a complex longitudinal chain, with contributions from each arch; in Heptranchias only those nutrients from efferents 1 and 3 are developed; while in Squalus there is a decided tendency so to specialize the nutrient of arch 2 that others become obsolete. This hypertrophied vessel is a fairly large artery which extends caudally quite a bit beyond the branchial region. Carazzi (1905. 1) described such an enlarged pair in Catulus (Scyllium) as superior

VOL. 11 1930

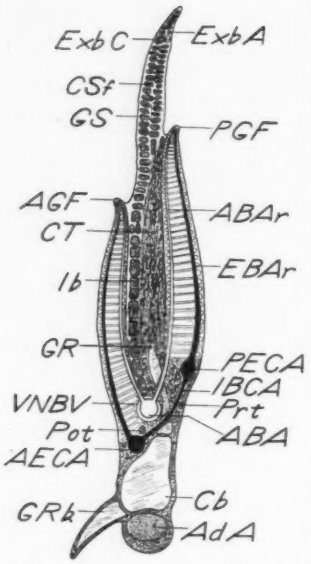


Fig. 10. Frontal section of a shark-gill, semi-diagrammatic. *ABA* afferent branchial artery; *ABAr* afferent branchial arteriole; *AdA* adductor arcuus; *AECA* anterior efferent collector artery; *AGF* anterior gill filament; *Cb* ceratobranchial; *CSf* constrictor superficialis; *CT* connective tissue; *EBAr* efferent branchial arteriole; *ExbA* extrabranchial artery; *ExbC* extrabranchial cartilage; *GR* gill ray, distal portion not shown; *GRk* gill raker; *GS* gill septum; *Ib* intrabranchialis; *IBCA* intermediate branchial commissural artery; *PECA* posterior efferent collector artery; *PGF* posterior gill filament; *Pot* post-trematic ramus, branchial nerve; *Prt* pretrematic ramus, branchial nerve; *VNBV* ventral nutrient branchial vein.

esophageal arteries and stated that they form an anastomosis with branches of the anterior gastric artery in a situation between mucosa and muscularis in the dorsal wall of the esophagus. A continuation of this type of variation in the future may effect some profound alterations in the angiology of this region.

The ventral branchial commissures or their longitudinal connective trunk, — the lateral hypobranchial, — or both, also produce similar twigs, the ventral nutrient branchial arteries (figs. 12, 13; *VNBA*) for the ventral superficial constrictors and hypobranchial musculature. They do not join up or produce larger vessels as do the dorsal nutrients, since the necessity of so doing is obviated by the presence here of the lateral hypobranchials. The nutrients, collectively, have the following synonomy:

Arteria bronchialis — Stannius.
Arteriæ nutritiæ — Owen.
Bronchialarterien — Müller.
Nutrient arteries — Daniel.
Nutrient branchial arteries — T. J. Parker, Allen.
Nutrient hyoidean arteries (in second arch) — T. J. Parker.

The use of the word *bronchial* by older investigators is curious in this connection, as is also their designation of the efferents as *veins*, for they did not possess the technical distinction of the capillary system in the gills as forming a retia.

DORSAL AORTA — Huxley, Claus, T. J. Parker, Allen, Allis, Kingsley, Daniel.
Aorta — Müller, Hyrtl, Stannius, Owen, Emery, Carazzi, Vogt & Yung.
Aorta abdominalis — Wiedersheim.
Aorta descendens — Müller, Claus, McKenzie.
Aorta dorsale — Milne Edwards.
Aorte — Cuvier & Valenciennes.
Trunk of descending aorta — Monro.

Figs. 1—9, 14, 18—23; *DA, PDA.*

In most sharks this trunk is virtually formed by the mesal union of the first pair of efferent branchial arteries, as the paired dorsal aortæ ahead are greatly reduced and not usually as large in caliber as an efferent collector. In Squalus (fig. 22) it is the second pair of efferents which first join in the midline.

It is interesting to note the number of names applied to the paired and unpaired portions of the dorsal aorta in its course throughout the body from tail to head. Beginning caudally, these include the following: caudal artery, dorsal aorta, paired dorsal aorta (the hyoidean efferent or first epibranchial of many authors), internal carotid, cerebral artery, middle cerebral artery; six names for different sections of the same vessel. The forward portions are considered later.

Both paired and median divisions of the dorsal aorta give off

SEGMENTAL ARTERIES — T. J. Parker, Daniel.

Arteria renales — McKenzie.
Arteria segmentale — Carazzi.
Arteria spinales — Hyrtl.
Arteriæ intercostales — Müller, Hyrtl, Stannius.
Dorso-lumbar arteries — T. J. Parker.
Intercostal arteries — Owen, McKenzie, Allen, Kingsley.
Intervertebrale Äste — Vogt & Yung.
Neural arteries — McKenzie, Allen.
Nierenarterienzweige — Vogt & Yung.
Rami musculo-spinales — Hyrtl.
Renal arteries — T. J. Parker, Allen, Kingsley.
Musculospinals — Daniel.
Spinal arteries — T. J. Parker.
Vertebral arteries — Allis, Kingsley.

Figs. 18, 21, 22; *SA*.

This lengthy synonomy is caused by varying aspects as to the distribution of these vessels in (1) the same, and (2) different parts of the body, the observations of older workers being incomplete. The divisions of a trunk segmental are given in admirable detail by DANIEL (1922) and may be outlined as follows:

Leaving the dorsal aorta each segmental divides at once into three branches; dorsal, lateral, and ventral.

1. Vertebromuscular; dorsal branch; turning up around vertebra and thence up dorsal septum to mid-dorsal line.

   A. Muscular.
      a. central muscle bundle artery;
      b. neural muscle bundle artery;

c. dorsal septal artery, to dorsal septal muscle bundle;
d. dorsomedial septal artery, to dorsomedial septal muscle bundle.

B. Neural; vertebrospinal artery; passes mesad through neural arch to spinal cord.
a. ramus dorsalis; smaller; passes fore and aft on cord, entering to form tractus arteriosus lateralis, terminating in gray matter (STERZI, 1904);
b. ramus ventralis; larger; anastomoses midventrally with myelonal artery.

2. Intercostal; lateral branch; supplying muscles encircling peritoneum; often very long.
3. Renal; ventral branch; enters mesonephros; especially strong caudad; specialized renals form oviducals. This branch is absent in the head.

The primordial arrangement of these ancient arteries was doubtless strictly paired and metameric, as in present day embryos (HOCHSTETTER, 1906), a condition since considerably disturbed and now in a fairly advanced stage of reduction. Squalus is fairly regular but Galeus (fig. 18) shows great alterations in size, symmetry, and metamerism. The tendencies exhibited in the plagiostoma are (1) reduction to fewer and larger (specialized) trunks, effected by capture of territory and subsequent elision of the displaced segmentals; (2) asymmetry, and as a further consequence (3) ametamerism.

SUBCLAVIAN ARTERY — Monro, Owen, McKenzie, T. J. Parker, Allen, Allis, Kingsley, Daniel.

Artère claviculaire — Milne Edwards.
Arteria ascellare — Emery.
Arteria subclavia — Müller, Hyrtl, Stannius.
Arteria succlavia — Carazzi, Pitzorno.
Schulterarterie — Vogt & Yung.

Figs. 14, 18, 21; *ScA*.

While distributed to a part of the body extraneous to the subject of this paper, the origin of the subclavian lies within the head, and so it should be included here. It arises usually from the dorso-lateral wall of the aorta between the points of entrance of the third and fourth efferent branchials, as in Galeus (fig. 18) or Catulus (fig. 21). In Cestracion and the ray Pristis, they depart at the third efferent confluence, and in certain rays, as Dasyatis (DANIEL, 1922), opposite the fourth pair. PITZORNO (1905) says the subclavians never arise ahead of the third nor behind the fourth efferents. In rays the two subclavians are frequently unsymmetrical, and in sharks may be so, as in Galeus (fig. 18).

As sharks were the first vertebrates to possess paired fins, so this structure is a vessel *de novem*, and arose either by (1) fusion of several

adjacent segmentals, or more likely (2) specialization of a single one of those belonging to segments which contributed fin materials, others aborting. The intercostal (lateral branch) is the only one of the three divisions of a typical segmental here developed. From the varying attachment to the dorsal aorta in different groups of selachians, it is evident that the base of the subclavian has shifted along the aorta, or that segmentals of different somites have fused or become specialized so that this artery is possibly not an equivalent vessel in all members of the order. A careful study of comparative development would be required to clear up these points.

DANIEL (1922) calls attention to the fact that in Notorynchus (fig. 14) the subclavians are so poorly developed that they are smaller than ordinary intercostal branches of the segmentals, and sometimes twigs given off would indicate that blood is flowing toward the dorsal aorta. This form, in common with many but not all sharks, has developed a secondary anastomosis between the subclavian and the epicoracoid, an artery belonging to the hypobranchial circulation, and illustrates an unstable condition in which the dorsal and ventral trunks are competing for the supply of the pectoral fin. If such a struggle has been the rule in the past history of selachians, than the subclavian has clearly been the victor in all higher forms, and has managed to maintain the role for which it was originally developed in the face of this encroachment on the part of a foreign artery.

The subclavian furnishes numerous small twigs for adjacent muscles while curving around ventrally, and especially the

VOL. 11 1930

DORSAL LATERAL ARTERY.

Arteria dorsale — Carazzi.
Arteria dorsale longitudinale — Carazzi.
Arteria laterale dorsale — Carazzi.
Dorsolateral artery — Daniel.
Arteria thoracica-dorsalis — Pitzorno.

Figs. 14, 18, 21; *DLA.*

As described by DANIEL (1922) in Notorynchus (fig. 14) this vessel sends an anterior and posterior ramus, both larger than the proximal portion of the subclavian, to nourish the musculature of the region. In Selache and Squatina (Rhina) CARAZZI (1905. 2) figures only the posterior branch, which is well developed; PARKER (1886) figures but does not name such a posterior extent for Galeorhinus as better developed than the anterior lateral artery, which (CARAZZI) is unusual. The dorsal lateral artery of Pristis comes off from the anterior wall of the subclavian, but bends back, passing dorsad of the latter, and runs caudally; in Galeus (fig. 18) it extends forward, ramifying widely over adjacent tissues and forming anastomoses with segmentals

and dorsal nutrients, and has also a posterior branch. This artery is absent in some forms, as Cestracion.

The dorsal lateral artery is an excellent example of the manner in which a new trunk line may be formed. During progress of the subclavian numerous slender twigs pass both fore and aft to supply nearby muscular tissues, and the dorsal lateral has arisen by the enlargement and specialization of one of these at the expense of its neighbours. It has no especial significance, but is detailed here to show the method by which functional demand for nutrition may cause the development of a fairly large stem, and to point out, then, the absurdity of attempting to identify such a vessel as the modification, rudiment, or vestige of another stucture, and of the fallacy and utter lack of necessity of homologizing it with the supposed altered arterial supply of some other organ. Such a practice has been widespread in the past and has seriously impeded correct morphological interpretations. These arteries could well have become more and more highly developed in the evolution of later forms, so that in mammals, for example, there might have been a pair of large and important dorsal lateral trunks, acting as subsidiary distributing arteries to the dorsal aorta; yet structures of such considerable import would have had just so simple an explanation of phyletic origin in elasmobranchs. From the material used in the present investigation, the writer believes a history of this same nature accounts for the development in sharks of the entire hypobranchial and coronary systems and for the external carotid and certain cerebral arteries.

Continuing ventrally, the subclavian gives off the brachial artery to the ventral side of the pectoral fin, and then in many forms anastomoses insensibly with the epicoracoid. One may judge where the anastomosis takes place and therefore in which direction the blood is flowing, only by inclination of the angle made with derivative vessels, and by relative size of different portions of the trunk, neither of which criteria is any too dependable. The next branch on the main stem is the anterior lateral artery, which is evidently a product of the epicoracoid, and so the anastomosis takes place somewhere along the brief course of the subclavian between anterior lateral and brachial.

The branchial region of sharks presents few morphological problems, providing the developmental stages are thoroughly understood. These fishes have inherited a common ground plan of ventral and dorsal aortæ, primary afferent and secondary efferent branchials, and paired segmentals, and have added the subclavian, dorsal lateral, nutrients, branchial commissures, and innominates.

III. THE HYPOBRANCHIAL SYSTEM.

These are the last arteries of the head to be formed before assumption of the adult condition. This lateness of development and also absence in lower groups argue that this system was one of the last vascular acquisitions of the immediate shark ancestor. Increased bulk and muscular specialization of the subpharyngeal, interbranchial area demanded an extra mechanism for

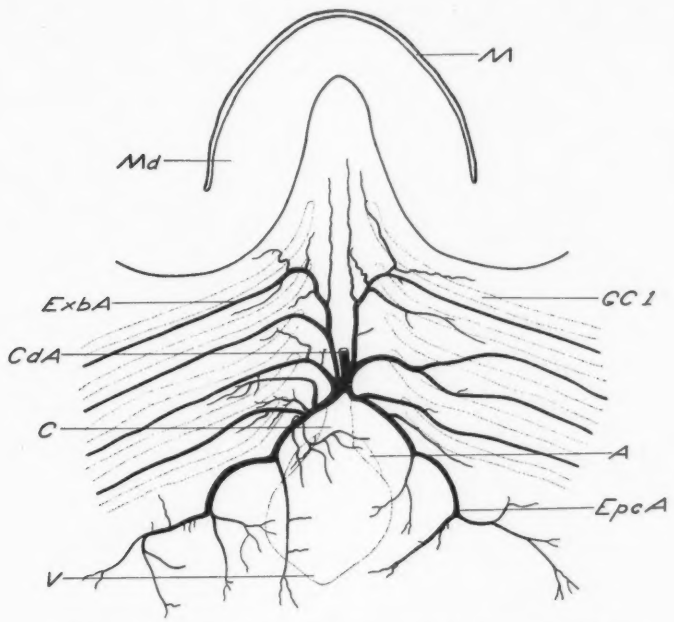


Fig. 11. Coracoid artery, *Galeus glaucus*, ventral aspect.
A auricle, *C* conus arteriosus; *CdA* coracoid artery; *EpcA* epicoracoid artery; *ExbA* extrabranchial artery; *GC* gill cleft; *M* mouth; *Md* mandible; *V* ventricle. Dotted structures lie beneath the arteries.

nutritive supply, and this was hence derived from the nearest source. No homologies involving the alteration of any elements previously present are necessary or possible, and none have been suggested as far as I am aware.

HYRTL was the first author to describe and figure this complex system in detail for rays (1858) and for sharks (1872); PARKER (1886) worked it out in Galeorhinus, and CARAZZI (1905. 1—2) has been the first to investigate its comparative anatomy and variation and to stress the proper importance of this group of vessels. As CARAZZI emphasizes, there is no type arrangement for these arteries in either the Class or Order, or even in various species, so that description must be of a somewhat general nature.

LATERAL HYPOBRANCHIAL ARTERY — G. H. Parker & Davis, Daniel.

External lateral hypobranchial — Allis.
Grosse branche anastomotique — Milne Edwards.
Hypobranchial artery — Allen.
Longitudinal commissures (1) — T. J. Parker.
Ventrale Verlängerungen der Venen des zweiten Kiemensackes — Hyrtl.
Described by McKenzie.
Figured by Monro.

Figs. 9, 12—16; *LHA*.

This trunk line is built up during late embryonic stages from the ventral branchial commissural arteries, after these have completed the formation of arterial loops around the ventral ends of the gill clefts. In cephalo-caudal progression, sprouts are sent out fore and aft from these commissures

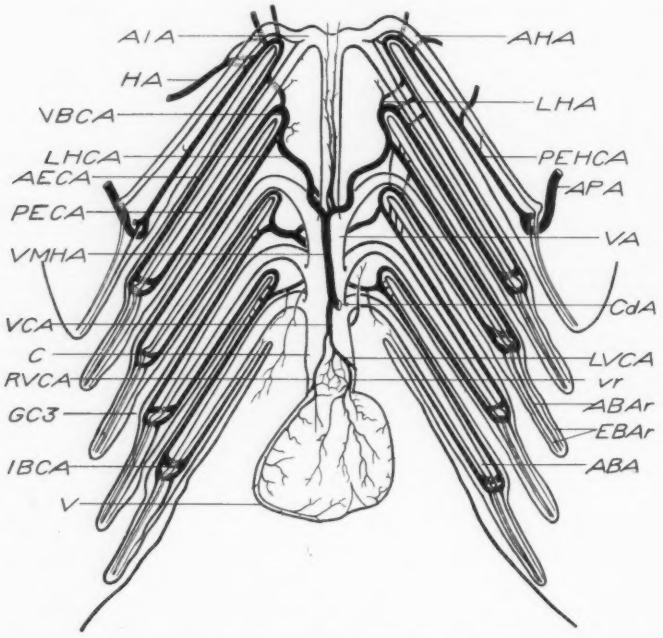


Fig. 12. Branchial and ventral hypobranchial systems, *Galeus glaucus*, ventral aspect. Vessels shown in fig. 11 have been removed.

ABA afferent branchial artery; *ABAr* afferent branchial arteriole; *AECA* anterior efferent collector artery; *AHA* afferent hyal artery; *AIA* anterior innominate artery; *APA* afferent pseudobranchial artery; *C* conus arteriosus; *CdA* coracoid artery; *EBAr* efferent branchial arteriole; *GC* gill cleft; *HA* hyomandibular artery; *IBCA* intermediate branchial commissural artery; *LHA* lateral hypobranchial artery; *LHCA* lateral hypobranchial commissural artery; *LVCA* left ventral coronary artery; *PECA* posterior efferent collector artery; *PEHCA* posterior efferent hyal collector artery; *RVCA* right ventral coronary artery; *V* ventricle; *VA* ventral aorta; *VBCA* ventral branchial commissural artery; *VCA* ventral coronary artery; *VMHA* ventral median hypobranchial artery; *vr* ventral ramus, left ventral coronary artery.

(fig. 9) which soon unite end-to-end and thus produce a longitudinal artery. This lateral hypobranchial in turn gives off mesially directed buds which become transverse commissural vessels of two types and sometimes of several sets, all of which were formerly ignored, but which have more recently been collectively termed commissures and individually designated with numerals applying to specific conditions. This renders a comparison between species well nigh impossible, and so the writer has thought best to distinguish these anastomotic or formative units by definite names. It is hoped that the terminology here advocated will be adaptable to future descriptions.

Running mesad from the lateral hypobranchial at the ventral union of two efferent collectors, i.e. from the ventral branchial commissure (Notorynchus, Catulus), or at a point between two efferent loops (Galeorhinus, Squalus), or from both sites (Cestracion) are one or more

VOL. 11 1930

LATERAL HYPOBRANCHIAL COMMISSURAL ARTERIES.

Arteria cardio-cardiaca — Hyrtl.
Commissural arteries — Daniel.
Commissures — T. J. Parker, G. H. Parker & Davis.
Vasi commessurali — Carazzi.

Figs. 12—16; *LHCA.*

After a very brief course, the inner ends of these arteries are connected, on each side of the meson, by another pair of longitudinal trunks, the

MEDIAN HYPOBRANCHIAL ARTERIES — T. J. Parker, G. H. Parker & Davis, Daniel.

Arteria ipobranchiale — Carazzi.
Internal lateral hypobranchial — Allis.

Figs. 12—15; *DMHA, VMHA.*

If there is thus formed a pair of median hypobranchials, the two may be connected by another set of transverse vessels, the

MEDIAN HYPOBRANCHIAL COMMISSURAL ARTERIES.

Connectives — Daniel.

Fig. 14; *MHCA.*

These may arise from the median hypobranchial at a site opposite to and in regard to the blood stream, continuous with the lateral commissures, or they may begin at points displaced from the ends of the lateral commissures. Nomenclature is further complicated by the fact that either paired or single median hypobranchials may lie dorsally or ventrally in respect to the ventral aorta, and hence the commissures of both kinds may also be of

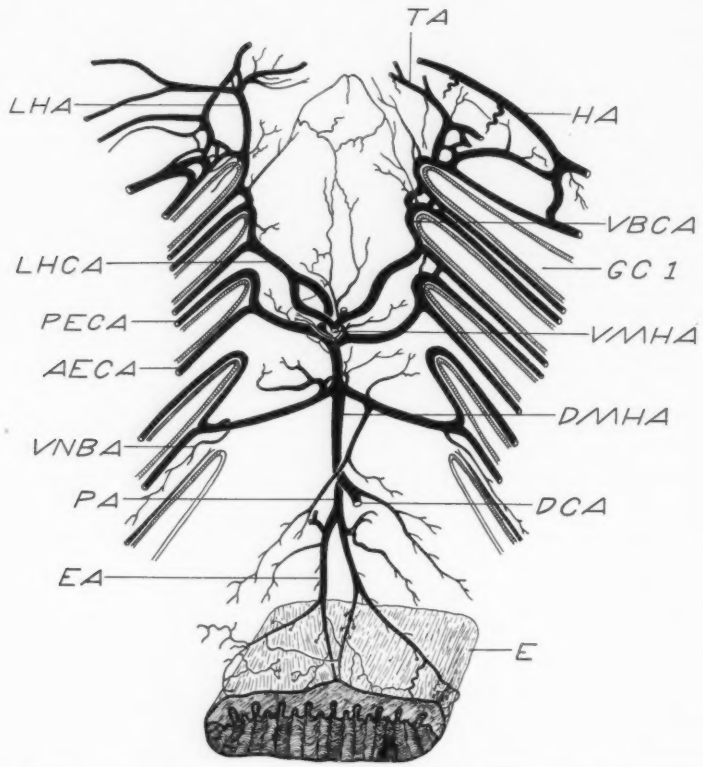


Fig. 13. Dorsal and lateral hypobranchial arteries, *Galeus glaucus,* ventral aspect. Vessels shown in fig. 12 have been removed.

AECA anterior efferent collector artery; *DCA* dorsal coronary artery; *DMHA* dorsal median hypobranchial artery; *E* esophagus; *EA* epigastric artery; *GC* gill cleft; *HA* hyomandibular artery; *LHA* lateral hypobranchial artery; *LHCA* lateral hypobranchial commissural artery; *PA* pericardial artery; *PECA* posterior efferent collector artery; *TA* thyroid artery; *VBCA* ventral branchial commissural artery; *VMHA* ventral median hypobranchial artery; *VNBA* ventral nutrient branchial artery.

either type, and in all of these vessels the prefix dorsal or ventral is frequently necessary to secure an exact designation. There is never, however, a *single* median hypobranchial on the same side of the ventral aorta with a *pair* of median hypobranchials and hence, by applying the terms dorsal and ventral we may obviate the need of still another name for one of these two types. It may appear odd to employ the adjective *median* for one of a *pair* of arteries, but the writer believes that such usage is not only convenient as well as conservative as to terminology in the present case, but also is expressive of the morphology involved, since the single median vessel has doubtless arisen by fusion of closely parallel trunks, — the paired medians. Justification for this statement derives mainly from the fact above mentioned, — that both types are never encountered on the same side of the ventral

aorta, — and also from the evolutionary tendencies shown in dissections of this system, in which it appears that in higher sharks the paired plan of median hypobranchials is giving way to development of larger, single trunks. In most sharks, in fact, many of the parts enumerated in this system are reduced or lacking.

The complete ground plan of the hypobranchial complex is like a latticework, successive rows of longitudinal trunks being connected by an alternating series of transverse arteries. Their order of occurrence, from the lateron mesad is:

1. Efferent collector artery; transverse.
2. Ventral branchial commissural plus lateral hypobranchial artery; longitudinal.
3. Lateral hypobranchial commissural artery; transverse.
4. Paired median hypobranchial artery; longitudinal.
5. Median hypobranchial commissural artery; transverse.
6. Single median hypobranchial artery; longitudinal.

Such a complete set has been thus far described only for Notorynchus (DANIEL, 1922: fig. 14, this paper). This complicated array may now be most conveniently surveyed as to estate in different species by means of a table (p. 210).

The same information put in reverse order may prove more convenient for reference purposes:

1. Lateral hypobranchial artery.
   - A. Continuous: Notorynchus, Galeorhinus, Carcharias, Catulus, Cestracion.
   - B. Forward portion only: Heptranchias, Chlamydoselachus, Triakis, Galeus, Catulus.
2. Lateral hypobranchial commissural arteries.
   - A. All dorsal: Notorynchus (5 or 6), Heptranchias (6), Catulus (2).
   - B. All ventral: Galeorhinus antarcticus (2 or 3), Galeorhinus stellatus (2), Catulus (2).
   - C. Mixed: Chlamydoselachus (2 each), Triakis (1 each), Galeus (1 ventral, 2 dorsal), Galeorhinus canis (2 ventral, 1 dorsal), Carcharias (1 ventral, 1 or 2 dorsal), Catulus (1 each), Cestracion (2 ventral, 1 dorsal), Selache (1 ventral, 3 or 4 dorsal).
3. Median hypobranchial artery.
   - A. Paired.
     - a. Dorsal: Notorynchus, Heptranchias, Galeorhinus, Catulus, Cestracion (?).
     - b. Ventral: Galeorhinus, Catulus.
   - B. Single.
     - a. Dorsal: Chlamydoselachus, Triakis, Galeus, Carcharias, Selache.

VOL. 11 1930

ESTATE OF HYPOBRANCHIAL ARTERIES.

SPECIES.	LATERAL HYPOBRANCHIAL	LATERAL COMMISSURES	MEDIAN HYPOBRANCHIAL
Notorynchus platycephalus (DANIEL, 1922) Fig. 14	continuous; from 1st to 5th or 6th efferent loops; sometimes incomplete	5, from 2nd to 5th loops; or 6, from 2nd to 6th: dorsal	paired dorsal; 7 dorsal median commissures; 1 pair ventral commissures forming single median ventral hypobranchial artery
Heptranchias perlo (ALLIS, 1912. 2)	forward portion only; from 1st loop	6, from 2nd to 6th loops: dorsal	paired dorsal; 3 dorsal median commissures opposite lateral commissures 2, 5, and 6.
Chlamydoselachus anguineus (ALLIS, 1911. 2)	forward portion only; from 1st and 2nd loops	2 ventral from 2nd and 3rd loops; 2 dorsal from 4th and 5th loops	1 dorsal; 1 ventral, with 1 dorsal median commissure across two roots of origin
Triakis semifasciata (This study)	forward portion only; from 1st and 2nd loops	1 paired ventral from 2nd loop; 1 dorsal from right 3rd loop, its mate aborted	1 dorsal; 1 ventral; no median commissures (as a matter of course)
Galeus glaucus (This study) Figs. 12, 13	forward portion only; from 1st and 2nd loops, sometimes also from 3rd	1 ventral from 2nd loop; 2 dorsal from 3rd and 4th loops; branch from right ventral aids 1st dorsal	1 dorsal; 1 ventral; no median commissures
Galeorhinus antarcticus (T. J. PARKER, 1886)	continuous; from 1st to 4th loops	2 or 3 ventral, from ahead of 3rd and 4th loops	paired plexiform ventral; paired dorsals represented by pericardial arteries
Galeorhinus canis (FERGUSON, 1911)	continuous; from 1st to 4th loops	2 ventral from ahead of 3rd and 4th loops; 1 dorsal from the 2nd ventral	paired plexiform dorsal; paired plexiform ventral
Galeorhinus stellatus (HYRTL, 1872) Fig. 16	continuous; from 1st to 5th loops; plexiform	2 ventral, from 2nd and 3rd loops	paired plexiform ventral; paired dorsal built up from ventral plexus
Carcharias littoralis (G. H. PARKER & DAVIS, 1901)	continuous; from 1st to 3rd or 4th loops	1 ventral from 2nd loop; 1 or 2 dorsal from 3rd and sometimes from 4th loops	1 dorsal; 1 ventral; no median commissures
Catulus catulus & C. caniculus (HYRTL, 1872)	forward portion only; from 1st loop	1 from 2nd loop, dividing into dorsal and ventral rami	paired ventral with 2 median commissures; 1 dorsal, becoming plexiform
Catulus catulus (CARAZZI, 1905. 2)	continuous; from 1st to 3rd or even to 5th loops	2 dorsal from 2nd and 3rd loops; or 2 ventral from same; or 1st ventral and 2nd dorsal	paired dorsal with 1 dorsal commissure, or represented only by pericardials; 1 ventral or none
Cestracion zygæna (HYRTL, 1872) Fig. 15	continuous; from 1st to 4th loops	2 ventral from ahead of 2nd and 3rd loops, — splitting; 1 dorsal from 4th loop	1 ventral; condition of dorsal not stated; — probably paired
Selache maxima (CARAZZI, 1905. 2)	not stated	1 ventral from 2nd loop; 3 or 4 dorsal, from 3rd, 4th, and ahead of 5th loops	1 dorsal; 1 ventral; no median commissures

VOL. 11 1923

b. Ventral: Notorynchus, Chlamydoselachus, Triakis, Galeus, Carcharias, Catulus, Cestracion, Selache.

4. Median hypobranchial commissural arteries.
   A. Paired.
      a. Dorsal: none.
      b. Ventral: Notorynchus (1 pr.).
   B. Single (intramedian).
      a. Dorsal: Notorynchus (7), Heptranchias (3), Chlamydoselachus (1), Catulus (1).
      b. Ventral: Catulus (2).
   C. Plexiform: Galeorhinus, Catulus.
   D. Absent, because of absence of paired median hypobranchial arteries: Triakis, Galeus, Carcharias, Selache.

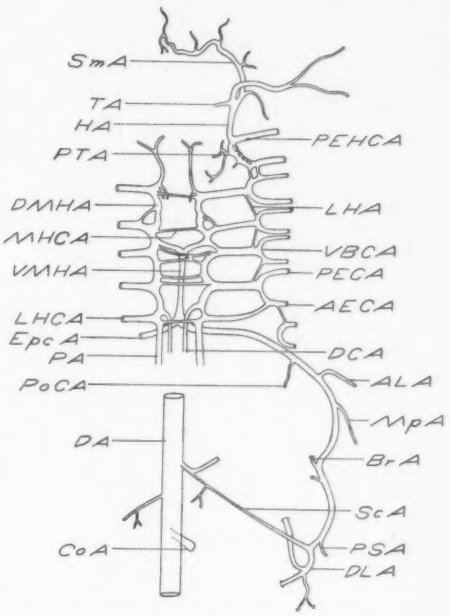


Fig. 14. Hypobranchial system, *Notorynchus platycephalus*, dorsal aspect. From DANIEL.

AECA anterior efferent collector artery; *ALA* anterior lateral artery; *BrA* brachial artery; *CoA* cœliac axis; *DA* dorsal aorta; *DCA* dorsal coronary artery; *DLA* dorsal lateral artery; *DMHA* dorsal median hypobranchial artery; *EpcA* epicoracoid artery; *HA* hyomandibular artery; *LHA* lateral hypobranchial artery; *LHCA* lateral hypobranchial commissural artery; *MHCA* median hypobranchial commissural artery; *MpA* metapterygial artery; *PA* pericardial artery; *PECA* posterior efferent collector artery; *PEHCA* posterior efferent hyal collector artery; *PoCA* posterior coronary artery; *PSA* posterior scapular artery; *PTA* posterior thyroid artery; *ScA* subclavian artery; *SmA* submental artery; *TA* thyroid artery; *VBCA* ventral branchial commissural artery; *VMHA* ventral median hypobranchial artery.

The only species in which a considerable number of individuals have been examined is Catulus catulus, where CARAZZI (1905. 2), as may be seen in the above synopses, found differences as great as those existing between any of the other species investigated, individual variations equalling those of family rank. It is then to be expected that when several specimens of other sharks will have been examined, they also will be found to vary within possibly the widest limits to which this system may be expanded, and the above tables will be of little value as specific descriptions. It is hence futile to depict typical conditions from a single specimen, and a very large number of examples will have to be dissected in order to establish even an average case. This instability is further evidence of the recent development of the hypobranchial system, and examples may here be found of all of the types of variation listed on pages 187—189.

Analysis of the foregoing tables does reveal certain general tendencies, however, despite scant data, which seem to be looking toward a specialized,

VOL. 11 1930

stable, and efficient system. The notidanids, as our lowest existing forms, have the most complex set of definite vessels, and Notorynchus, with a complete series of both lateral and median hypobranchials, and abundant commissures of both types, may be taken as most primitive. Heptranchias and Chlamydoselachus show a reduction of the posterior portion of the lateral hypobranchial; Galeorhinus is in an intermediate condition, exhibiting a plexiform arrangement; Carcharias and Cestracion have a complete lateral hypobranchial, but have decreased the lateral commissures and perfected a single dorsal and single ventral median hypobranchial. Finally, Triakis has a posteriorly suppressed lateral hypobranchial, a single dorsal and single ventral lateral commissure, and a single dorsal and single ventral median hypobranchial, seemingly the most compact and independent arrangement which could possibly be devised.

The lateral commissure most favored is that from the second efferent loop, and the one present in all sharks. Next in utility is that from the third loop, found in most, and lastly the one from the fourth, occurring only in the minority of forms. It appears likely that eventually all blood sent to this system will come from the second loop only, one side of the body forming a single dorsal and the other a single ventral median hypobranchial. The first loop always produces the persistent forward portion of the lateral hypobranchial, which has become specialized in connection with nutrient supply for parts cephalad of the first branchial cleft, just as the median hypobranchials usually concentrate on regions posterior to the last cleft. The numerous and important derivatives of the hypobranchial system may now be considered.

Anterior hypobranchial derivatives.

1. *From the median hypobranchial:*

MEDIAN THYROID ARTERY.

Arteria thyroidea impar — Hyrtl.
Arteria tiroidea — Carazzi.
Median hypobranchial artery — T. J. Parker (in part).

Fig. 15; *MTA*.

Of unusual and irregular occurrence, this vessel has been generally overlooked in recent work. It was first described by Hyrtl (1872) in Cestracion (Zygæna), where it appears as a forward continuation of the single median ventral hypobranchial artery, running along the bottom of the ventral aorta and supplying the thyroid gland (fig. 15; *MTA*). Parker (1886) figured the same condition in Galeorhinus antarcticus, without the application of a special name, but stated that the terminal branches break up in the coraco-

mandibular muscle. Since he also said that collaterals from the hyomandibular (his mandibular artery) which are now known as the paired thyroid arteries, similarly supply the same muscle, and since he neither figured nor mentioned a thyroid gland, we may presume that he entirely overlooked this gland and that the terminus of the median thyroid artery is the same here as elsewhere. All of the thyroid arteries have muscular twigs. Lastly, CARAZZI (1905. 2) figures the median thyroid as (1) present, (2) reduced and plexi-

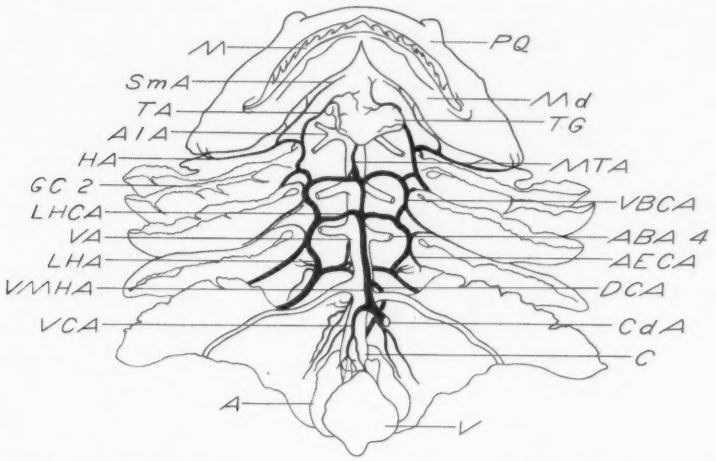


Fig. 15. Hypobranchial system, *Cestracion zygæna*, ventral aspect. From HYRTL.
A auricle; *ABA* afferent branchial artery; *AECA* anterior efferent collector artery; *AIA* anterior innominate artery; *C* conus arteriosus; *CdA* coracoid artery; *DCA* dorsal coronary artery; *GC* gill cleft; *HA* hyomandibular artery; *LHA* lateral hypobranchial artery; *LHCA* lateral hypobranchial commissural artery; *M* mouth; *Md* mandible; *MTA* median thyroid artery; *PQ* palatoquadrate; *SmA* submental artery; *TA* thyroid artery; *TG* thyroid gland; *V* ventricle; *VA* ventral aorta; *VBCA* ventral branchial commissural artery; *VCA* ventral coronary artery; *VMHA* ventral median hypobranchial artery.

form, or (3) absent in Catulus. FERGUSON (1911) found a small median and unpaired vessel in Galeorhinus canis arising from the left thyroid artery (from *lateral* hypobranchial; see later), less frequently from the right, which entered the thyroid, divided, and sent twigs to the coraco-hyoideus muscle. He thought this artery was probably homologous with the median thyroid, but its origin would seem to be against such a view, and it no doubt merely represents an unimportant variation, — an example of asymmetrical interpolation. The true median thyroid is a cephalic continuation of the single median ventral hypobranchial artery and is in the nature of a secondary forward growth. It is absent in all other described forms.

VOL. 11 1930

2. From the lateral hypobranchial:

HYOMANDIBULAR ARTERY.

Afferent mandibular artery — Allis.
Anterior hyal efferent — Allis (in part).
Arteria mandibolare — Carazzi
Arteria submentalis — Hyrtl.
Arteria thyro-maxillaris — Hyrtl.
External carotid artery — de Beer.
External lateral hypobranchial artery — Allis (in part).
Hyoideomandibular artery — Daniel.
Mandibular artery — T. J. Parker, Ferguson.

Figs. 12—16; *HA*.

In the majority of sharks this is a fairly large vessel arising from the ventral branchial commissural artery below the first gill cleft. Sometimes it continues the lateral hypobranchial directly forward, and sometimes takes

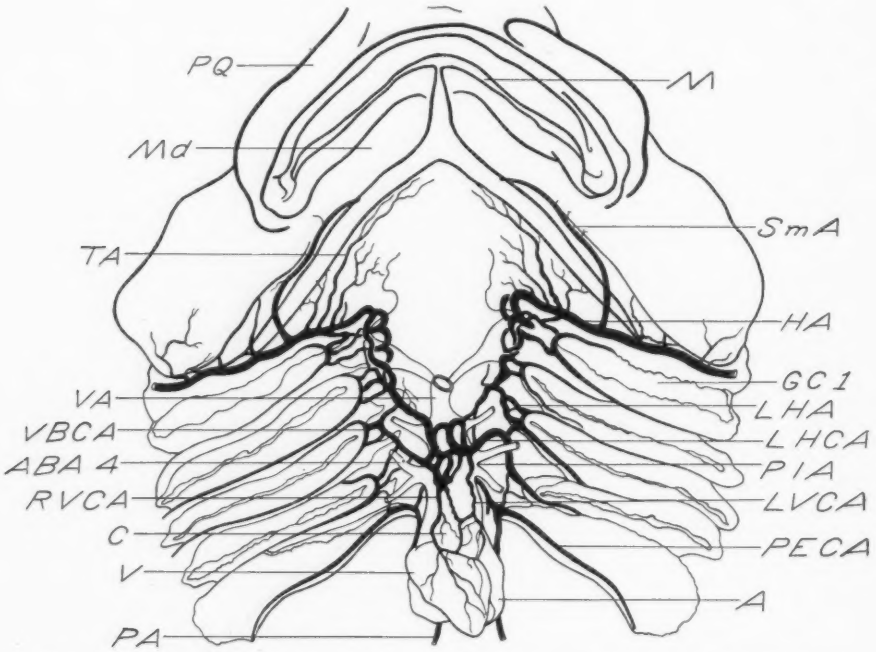


Fig. 16. Hypobranchial system, *Galeorhinus stellatus*, ventral aspect. From HYRTL. *A* auricle; *ABA* afferent branchial artery; *C* conus arteriosus; *GC* gill cleft; *HA* hyomandibular artery; *LHA* lateral hypobranchial artery; *LHCA* lateral hypobranchial commissural artery; *LVCA* left ventral coronary artery; *M* mouth; *Md* mandible; *PA* pericardial artery; *PECA* posterior efferent collector artery; *PIA* posterior innominate artery; *PQ* palatoquadrate; *RVCA* right ventral coronary artery; *SmA* submental artery; *TA* thyroid artery; *V* ventricle; *VA* ventral aorta; *VBCA* ventral branchial commissural artery.

origin from the posterior efferent hyal collector a short distance up from the ventral pole of the arterial loop. This variation is probably a simple case of shifting of source, and the vessel the same in all. While running forward, the hyomandibular gives off in succession, cephalo-mesially, the thyroid and submental arteries, then turns up the anterior face of the hyoid arch to follow a course strictly parallel with the efferent collectors of the gills, and continues to the dorsal surface of the body, supplying twigs to all of the neighboring muscular tissues.

The morphology of this vessel is the most intricate of any with which we have to deal. There are a number of possibilities as to its homology:

1. It may represent the primary afferent portion of the mandibular aortic arch. This was the first conclusion of ALLIS (1911. 2), who subsequently changed his opinion. WRIGHT (1885), in well advanced embryos of Galeorhinus, found this hyomandibular to arise from the ventral end of the first efferent branchial artery, and thought it difficult to conceive of an aortic arch losing its connection with the ventral aorta and taking up with the efferent vessel of the second arch behind. Yet this is exactly the condition DOHRN (1886) found to obtain in the trout embryo, the two attachments even existing contemporaneously for awhile.

VOL. 11 1930

That part of the primary mandibular arch which lies below its commissure with the posterior efferent hyal was called by DOHRN at various times the *arteria thyroidea, a. thyro-mandibularis,* and *a. thyro-spiracularis* (figs. 6—8; *TSA*). He found that it dwindled as development proceeded, but thought it persisted as the definitive hyomandibular artery. PARKER (1886) adopted the same idea. RAFFAELE (1892) found this vessel to abort entirely in rays; SCAMMON (1911) figures the same fate in Squalus; and DE BEER (1924) states that it disappears in Catulus and Centracion. No one has ever followed through a series of the later developmental stages of selachians and claimed to have seen the lower part of the first aortic arch thus persist as the hyomandibular artery, so far as an exhaustive literary search has determined. From all available evidence, this first supposition appears highly improbable.

2. The vertical portion of the hyomandibular artery may represent the anterior efferent hyal collector artery, as was first proposed by ALLIS (1916). DOHRN (1886) described the formation of lacunæ on the site of this collector (figs. 8, 9; *AEHCA*) at a considerably later period than the proliferation of the posterior hyal collector, but RAFFAELE (1892) explained this sequence as normal, as he found all posterior collectors to develop before anterior ones. The pseudobranchial commissure taps some of these lacunæ on its way to the spiracle, good evidence that this homology is the correct one. But still stronger proof is presented by the fact that in several forms, the hyomandibular taps this commissure (afferent pseudobranchial artery) in the

adult. HYRTL (1872) figured and described the extra large hyomandibular of Galeorhinus plebejus and described the same in Squatina as anastomosing with the afferent pseudobranchial, a paragraph overlooked by ALLIS, who would have found therein good confirmation of his theory. The latter author worked out the distribution of all vessels connected with the hyomandibular trunk in great detail in Chlamydoselachus (1916, 1923) and here also, and the only other recorded case, the main stem anastomoses with the pseudobranchial commissure.

3. It may represent an especially developed nutrient branchial artery, as proposed by WRIGHT (1885). The location and regularity of its course, which is usually strictly parallel to and like that of an efferent collector, and the anastomosis in some with the afferent pseudobranchial are rather against this idea.

4. It may represent an anterior prolongation of the ventral aorta, which has shifted its origin to the hypobranchial system, as suggested by DE BEER (1924). This is altogether unlikely, as no such prolongation of the ventral aorta is known in any shark, either embryo or adult; the actual paired continuation forward being, of course, the mandibular aortic arch.

The writer accepts the second supposition, that of ALLIS, identifying the hyomandibular as the anterior efferent hyal collector artery, for a working hypothesis as being the most plausible and convincing. In all specimens personally dissected, the hyomandibular has this appearance, and the same conclusion was reached before reading of this homology in ALLIS. The artery is so depicted in fig. 9, the actual course as represented being taken from the description of the adult Chlamydoselachus (ALLIS) or Galeorhinus plebejus or Squatina (HYRTL). This morphology can only be substantiated by investigating the later stages of development of several examples of each of a number of species of sharks. In the present-day absence of the anterior hyoidean demibranch, the hyomandibular artery has only a nutritive function, and since the same result could be obtained from several sources or over a number of routes, a certain amount of variation is to be expected.

This homology applies only to the vertical extent of the artery. The basal and longitudinal portion is without doubt the forward continuation of the lateral hypobranchial. In the majority of species, where there is no anastomosis with the pseudobranchial commissure, the hyomandibular passes ectad of the commissure and continues dorsally; where the anastomosis is present, the dorsal section is not developed. In Raja (ALLIS, 1912. 3) the dorsal part is probably represented by the temporo-maxillary artery from the paired dorsal aorta.

But we are not yet through with the hyomandibular artery. In Chlamydoselachus. ALLIS (1916, 1923) describes further complications. After giving off the anterior hyal efferent, the lateral hypobranchial continues forward, next

VOL
11
193

sending a second branch dorsally, which ALLIS calls the afferent mandibular. The hypobranchial then goes on to an anastomosis with the mandibularis of the external carotid. The afferent mandibular runs dorsally, first anastomoses, then separates, then anastomoses again with the anterior efferent hyal, and their united trunk joins the pseudobranchial commissure. From or near this union, another branch runs to anastomose with the mandibular of the external carotid, and hence may be (ALLIS) a forward continuation of the intermediate branchial commissural system. ALLIS suggests that this afferent mandibular artery can be either (1) a vestige of the primary mandibular aortic arch, or (2) the posterior efferent mandibular collector artery. From previous comments on the identity of the hyomandibular itself, the latter supposition is chosen by the present writer as the more likely, with the same reservations as to positive proof.

ALLIS shows a decided inclination to represent the aborted lower section of the mandibular aortic arch in the adult by one means or another, an unnecessary as well as improbable conception. Also in these papers, as in nearly all of his work, he lays great stress upon the topographic relationship between minute arteries and adjacent cartilages, ligaments, muscles, nerves, and other blood vessels, the opposite emphasis from that exemplified by CARAZZI. Descriptive anatomy of vascular elements, especially in the hypobranchial system, cannot be pressed too closely, the high degree of variability encountered often nullifying fine details of relationships and preconceived homologies. In Galeus (fig. 13), for example, there is a great complexity and asymmetry of arteries, even of quite large ones in this region, rendering a complete description well nigh unreadable and certainly of no specific value whatever. Most of the sharks personally dissected exhibited varying traces of a posterior mandibular collector in addition to the well developed anterior hyoidean (hyomandibular artery). These two and the lateral hypobranchial will produce many insignificant and inconstant muscular rami. No anastomoses of any part of this system with the external carotid were observed, and even allowing for the primitive position of Chlamydoselachus, such unions as ALLIS described would appear to be secondary and to furnish no reliable evidence that any part of the external carotid once functioned as an efferent artery of a mandibular or premandibular gill.

THYROID ARTERY — McKenzie, Allen, Allis, Ferguson, Daniel.

Arteria tiroidea — Carazzi.
Coraco-mandibular artery — T. J. Parker.

Figs. 13—16; *TA.*

This vessel curves cephalo-mesially from the hyomandibular, — from that longitudinal portion which is morphologically the lateral hypobranchial

VOL. 11 1930

artery, and supplies the thyroid gland and nearby muscles. FERGUSON (1911) in Galeorhinus and Squalus, states that the thyroid artery may (1) have an independent origin from the ventral pole of the first gill cleft, (2) have a common stem with the hyomandibular, or (3) with the submental. He gives the detailed distribution of twigs to various parts of the gland. DANIEL (1922) shows two separate pairs of vessels in Notorynchus, anterior and posterior thyroids, the first from the hyomandibular, the second from the base of the first gill cleft (fig. 14; *PTA*). In any of these cases, the thyroid arteries represent merely specialized muscular rami.

SUBMENTAL ARTERY — T. J. Parker, Allis, Daniel.

Arteria submentalis — Hyrtl (in part).

Figs. 14—16; *SmA*.

The most cephalic branch from the hyomandibular, this vessel follows the curve of the mandible, running to the symphysis, where it usually may be traced to a union with its mate of the opposite side. It supplies the coracomandibularis muscle with numerous fine twigs. ALLIS (1916) holds that this artery is sent in a morphologically ventral direction and is serially homologous with the lateral hypobranchial commissural arteries. DANIEL (1922, p. 169) speaking of the posterior thyroid artery in Notorynchus, says that it "in general position takes the place of a first commissural." This homology seems plausible for the posterior thyroid, but is not as reasonable for the (anterior) thyroid or submental. The mouth is a terminal structure and is not morphologically ventral to the hypobranchial artery, but cephalad; identifying the mandible as a modified gill arch will not affect this statement, since the arch had to swing into almost a horizontal position in order to function as a jaw. Secondly, commissures were one of the later acquisitions of the hypobranchial system, and may well have arisen subsequently to the need of an arterial supply for the thyroid gland and submental muscles.

Posterior hypobranchial derivatives.

Complexity and variations again render description difficult. Perhaps the most typical arrangement is as follows:

I. From the dorsal median hypobranchial:
  A. Dorsal coronary.
  B. Pericardial.
    1. Epigastric.
      a. Anastomosis with anterior gastric from cœliac.

II. From the ventral median hypobranchial:
  A. Ventral coronary.

B. Coracoid.
1. Epicoracoid.
a. Anastomosis with subclavian from dorsal aorta.

The lateral hypobranchial never contributes any posterior elements. The coronaries and pericardial may be single or paired, depending upon whether the median hypobranchial forming them is single or double. The coracoid is single, the epicoracoids double by definition, — a purely arbitrary convenience. Though receiving different names in various parts of their courses, all of these vessels are to be regarded morphologically as extensions of the related hypobranchial trunk, produced caudally on demand of posterior tissues. Enlargement of the heart, for example, from the simple tube of Amphioxus necessitated some arrangement for nourishing its relatively thick and extensive walls, and the ventral aorta provided the requisite highway over which such nutrient arteries might course.

VOL. 11 1930

PERICARDIAL ARTERY — T. J. Parker, Daniel.

Arteria pericardiale — Carazzi.

Figs. 13, 14, 16; *PA*.

1. From paired dorsal median hypobranchials; paired:
Notorynchus (fig. 14), Squalus, Cestracion, Galeorhinus (fig. 16), Catulus.
2. From single dorsal median hypobranchial:
a. Dividing into paired epigastric arteries:
Galeus (fig. 13), Triakis (right aborted).
b. Continuing as a single epigastric:
Selache.

Usually a pair of pericardials become distinct from the dorsal hypobranchial(s) at the cephalic apex of the pericardial cavity. This they penetrate and begin then to diverge, running on or just above the ventral surface of the dorsal wall of the cavity and supplying the tissues of the region en route. They continue beyond, taking up a position on the ventral surface of the cardiac stomach, whose thick wall they pierce with many ramifications. This post-pericardial continuation of paired vessels, or the divided portion of a single artery may accordingly be known as the

EPIGASTRIC ARTERY — Daniel.

Arteria cardio-cardiaca — Carazzi.

Fig. 13, *EA*.

An anastomosis between terminal branches of these arteries and those from the anterior gastric was noted by Carazzi (1905. 1) in Catulus. Sub-

sequently (1905. 2) he found that this union did not occur in Selache, but is silent on the question in other species which he investigated. Such a juncture has not been mentioned in the work of others, many specimens probably not having been searched for this concealed particular. Unfortunately, the present writer can add nothing to this interesting observation. Before noting the desirability of further research on this point, all of my sharks had been secured, and for convenience of storage or shipment had been transected just behind the pectoral fins, destroying any such anastomoses that may have been present.

Frequently both pericardials are equally developed and produce equivalent epigastrics. But various descriptions as well as my own dissections indicate that this character is specifically highly variable, and sometimes the right, sometimes the left pericardial artery is so reduced that it remains confined to the pericardial cavity, and its mate then has the entire function of gastric supply, and continues (1) dividing into more or less symmetrically paired epigastrics (Galeorhinus), or (2) trifurcates, with long lateral and a short median stem, as in Selache (CARAZZI) and Triakis. This condition is to be explained as one of capture of territory, and if stabilized and selected would result in the future perfection of a single azygos trunk, since persistence of the dorsal mesocardium would prevent a mesal course, at least through the pericardial cavity.

CARAZZI records an irregular origin in Catulus (1905. 1), where the pericardial is given off by the third lateral hypobranchial commissure, which goes to build up the *ventral* median hypobranchial artery; and PARKER figured a single pericardial in Galeorhinus, arising from the third left commissure and later dividing.

CORACOID ARTERY — Daniel (in part).

Arteria coracoidea — Carazzi.
Arteria epigastrica — Hyrtl (in Cestracion).
Epigastric artery — G. H. Parker & Davis.
Hypobranchial artery — T. J. Parker (in part).

Figs. 11, 12, 15; *CdA*.

This name has usually been applied alike to the single stem and to its forked continuations, but CARAZZI restricted it to the median trunk, terming the paired continuations the epicoracoid arteries. While the terminology of the hypobranchial components is already quite complex, this addition is both desirable and justified, and has therefore been here adopted. If the median hypobranchial is double, and the vessels merely continue backward, as in Squatina, there is no coracoid artery; again, if a single hypobranchial gives off arteries which are paired from their beginning, as in Notorynchus (fig. 14)

and sometimes in Catulus, there is no coracoid. In either case these vessels are properly spoken of as epicoracoids. However, if the single median hypobranchial produces a single stem, which only later divides, as in Cestracion (fig. 15), Galeus (fig. 12), Selache, and sometimes Catulus, the definitive coracoid artery is present.

EPICORACOID ARTERY.

Arteria coracoidea — Pitzorno.
Arteria epicoracoidea — Carazzi.
Arteria thoracica ventralis — Pitzorno.
Coracoid artery — G. H. Parker & Davis, Daniel (in part).
Hypobranchial artery — T. J. Parker (in part).

Figs. 11, 14; *EpcA*.

VOL. 11 1930

Arising from any of the above mentioned sources, the epicoracoid artery diverges from the meson, running along the ventro-lateral wall of the pericardial cavity, and crosses the coracoid cartilage ventrally, at or near the glenoid fossa. In this immediate vicinity, but varying somewhat with the species, it gives off the anterior lateral artery and then anastomoses with the subclavian. PITZORNO (1905) describes two types of such a union, an anastomosi coraco-thoracica (Galeorhinus, Selache) and an anastomosi thoraco-thoracica (Squatina), thinking of the epicoracoid as a different vessel because of the presence in the first case and absence in the second of a median cephalic union of the two. No such difference obtains as a matter of fact. The anastomosis with the subclavian has been determined for Notorynchus (fig. 14), Galeorhinus, Squatina, and Triakis; and among other orders of elasmobranchs, in Chimæra, Raja, and Pristis. It is known to be lacking so far only in Cestracion, Catulus, Galeus, and Squalus, though it may fail as an individual variation in others.

DANIEL described a posterior coronary artery arising from the epicoracoid in Notorynchus (fig. 14; *PoCA*) and passing mesially to supply the sinus venosus. Heretofore this vessel was thought to be restricted in the Chondropterygia, to rays.

Among abnormal origins for the epicoracoids may be mentioned (1) that of PARKER (1886) for Galeorhinus, where both vessels arise from a stem that is probably to be considered as the left median ventral hypobranchial; (2) that of CARAZZI (1905. 2) in Catulus, where the epicoracoid bases have migrated out upon the last lateral hypobranchial commissures for a short distance; (3) that of the same author in another specimen of Catulus, and also in Squatina, where a pair of epicoracoids come off from the pair of *dorsal* median hypobranchials; and (4) a personal observation on Triakis, where both epicoracoids take origin from a single median *dorsal* hypobranchial, passing down along the sides of the ventral aorta on their way

out to the pectoral region. Such a change as this last might happen in cases where the hypobranchial commissures split upon approaching the ventral aorta, one branch going to build up the dorsal hypobranchial, and another the ventral. This state of affairs is figured for Galeorhinus by HYRTL (1872), PARKER (1886), and FERGUSON (1911), and the first commissure of the right side of Galeus (figs. 12, 13) shows a similar condition. Through such transverse loops around the ventral aorta, a ventral vessel like the epicoracoid may be supplied by a dorsal trunk.

T. J. PARKER (1886) had an erroneous conception of the hypobranchial system, in that he supposed the flow of blood to be cephalad through the epicoracoids, the source being the subclavians. This cannot be true, as several authors have noted, because (1) the anastomosis with the subclavian is frequently lacking, (2) the subclavian is not large enough to furnish both the hypobranchial and pectoral fin circulation, and (3) relative calibre and the direction of collaterals of the vessels concerned indicates otherwise.

ANTERIOR LATERAL ARTERY — T. J. Parker, Daniel.

Arteria laterale — Carazzi.
Lateral artery — Kingsley.

Fig. 14, *ALA*.

Arising from the epicoracoid, this artery passes caudo-laterally to the side of the body wall where it turns posteriorly, and concealed beneath the lateral vein, runs to an anastomosis with the posterior lateral artery from the iliac. Both laterals doubtless represent hypertrophied muscular rami, approaching along a common channel (inter-fascicular) which formed a line of least resistance, and ultimately meeting and fusing. The entire trajectory of the anterior lateral lies without the region dealt with in this article, but the artery is considered because of its origin from the epicoracoid.

EXTRABRANCHIAL ARTERY.

Fig. 11, *ExbA*.

At the point where the coracoid artery divides into epicoracoids, or at a corresponding site in sharks which do not possess a coracoid artery, a number of fine muscular rami depart and extend thence with some degree of regularity to the superficial tissues of the ventral pole of each gill. Each then passes around the periphery of its gill, becoming exhausted upon approaching the dorsal surface. These vessels have not previously been described, yet they were found to be quite distinct in every gill of all specimens dissected, and the writer would propose for them the name of extrabranchial artery, since they follow quite closely the cartilages of the same designation.

IV. THE CORONARY SYSTEM.

A collective synonomy is first presented:

CORONARY ARTERY — Monro, McKenzie, T. J. Parker, G. H. Parker & Davis, Allen, Allis, Kingsley, Daniel.

Arteria coronaria — Pavesi, Carazzi.
Kranzarterie — Müller, Hyrtl.

Figs. 12—17; *DCA, VCA.*

While a part of the hypobranchial system, these vessels form a compact and limited group which may conveniently be surveyed in a separate section.

Variation is here at its height and anastomoses run riot. CARAZZI (1905. 1—2) found that in Catulus the differences in his several specimens were so great that he could not establish a specific type, and it is to be anticipated that when more individuals of other forms will have been examined, the same condition will be found to obtain. As in other sections of the hypobranchial system then, descriptions are to be understood as taken usually from a single example and cannot be relied upon as typical without further investigation. It is nevertheless well worth while to place such observations on record.

Though the coronaries in some species appear as paired (right and left) vessels, it is evident from their origin that they are really dorsal and ventral, one from each median hypobranchial trunk. Morphologically they are to be regarded as posterior extensions from these primary lines. The writer can see no virtue in the terms anterior and posterior coronaries (KINGSLEY, 1907), as applied respectively to the ventral and dorsal units. In general, the attachment of the coronaries depends on the persisting condition of the median hypobranchials. Thus, in Notorynchus (fig. 14) there is one

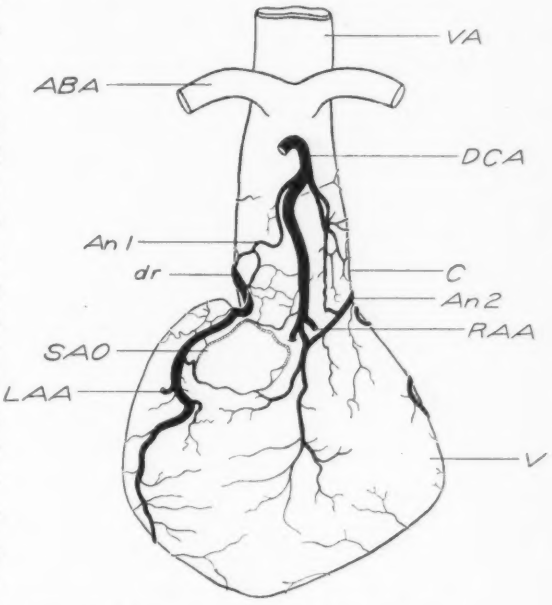


Fig. 17. Coronary arteries, *Galeus glaucus*, dorsal aspect.

ABA afferent branchial artery; *An* anastomoses between dorsal and ventral coronary arteries; *C* conus arteriosus; *DCA* dorsal coronary artery; *dr* dorsal ramus, left ventral coronary artery; *LAA* left auricular artery; *RAA* right auricular artery; *SAO* sinu-auricular opening; *V* ventricle; *VA* ventral aorta.

from each of the pair of dorsal median hypobranchials, and none from the single ventral hypobranchial, which produces only the epicoracoids; hence the coronaries are here right and left dorsals. Cestracion (fig. 15) has two dorsals and a single ventral; Galeus (figs. 12, 17), Carcharias, Triakis, Selache, and sometimes Catulus have one of each; and Galeorhinus has two ventrals with no dorsals. Finally, Centracion, and sometimes Galeorhinus and Catulus have a full set of two dorsals and two ventrals. The general tendency seems to be strongly favourable toward concentrating the nurture of the heart in a single dorsal and single ventral vessel, each of which divides upon attaining the ventricle.

Carazzi (1905. 1) describes the following variations in Catulus:

1. One dorsal and one ventral.
2. One dorsal and two ventral, the latter
   a. separate,
   b. united by anastomosis.
3. Two dorsal and two ventral.

Later (1905. 2), in the same species, he figured:

4. No dorsal and two ventral, regular in origin.
5. No dorsal and two ventral, from third lateral hypobranchial commissure.
6. Two dorsal and no ventral, the dorsals both coming from the left dorsal hypobranchial, and running onto the right and left sides of the ventral surface of the conus and ventricle.

In the further course of the coronaries, each branches repeatedly and sends anastomosing twigs to the other or others. If the coronaries approach the ventricle as right and left vessels, each divides to supply the dorsal and ventral surfaces of their respective sides; if they arrive as dorsal and ventral, each forks to provide both sides of their surface. The usual tendency in all cases is for the production of four secondary trunks, a right and left dorsal and a right and left ventral.

The conus is supplied en route and the main stems continue to the ventricle, which receives about nine-tenths of all coronary blood. Many twigs disappear from the surface while yet of relatively large calibre, penetrating to the deeper layers of the myocardium and there continuing onward. The auricle receives proportionally a small volume of blood, due to the thinness of its wall, and there are usually no vessels of a size visible to the unaided eye upon the sinus venosus.

Pavesi (1874) and Parker and Davis (1899, 1901) worked on the coronary circulation of sharks, but added little to the accounts of Hyrtl. The only detailed studies are those of Carazzi.

These vessels bring to a close the long and involved description of the hypobranchial system, a group of arteries which were more or less neglected

by all the earlier writers save HYRTL. CARAZZI, who has performed the sole intensive and valuable research in this system, stresses its independence and importance. It is not, he says, a subsidiary of the dorsal aorta, but is primarily separate and like a smaller, shorter, ventral mate of the aorta. The efferent branchial system may then be divided into dorsal and ventral portions, each with its longitudinal distributing trunk. These sections become secondarily connected through a possible development of three anastomoses:

1. Epicoracoid—subclavian.
2. Anterior lateral—posterior lateral.
3. Epigastric—anterior gastric.

When to these are added the regular communications through the efferent collectors and efferent branchial arteries, it is seen that the hypobranchials and dorsal aorta may be connected through four sets of channels. The developmental cause of each of the above three anastomoses is evident, but their physiological importance is not so clear. The fact that they are, in the main, present in some forms and not in others, and that they vary markedly in different individuals, would indicate that their value is slight and that the utility of circulation in these regions is not greatly affected in either case. Each anastomosis is due to the gradual expansion into the same territory of branches from two opposed sources. In none of these cases has there been a capture of one system or part by the other, though possibilities are not lacking for such an event in the future. Perhaps the hypobranchials, through the epicoracoid, will eventually supply the pectoral fin, while the subclavian, robbed of its major and original function, becomes a degenerate muscular ramus of the dorsal aorta. This anastomosis is the only one of the three whose components are not in equal balance; either the epicoracoid or the subclavian is dominant in supplying the brachial circulation.

V. THE CAROTID SYSTEM.

Under this convenient heading may be described all of those dorsally disposed arteries which nourish parts of the head anterior to the first gill cleft. The only vessel of a ventral origin which invades any part of this territory is the hyomandibular, from the lateral hypobranchial. The vessels concerned in this chapter arise as follows:

1. Dorsal aorta continued forward as paired dorsal aortæ, sections of which are known as:
   - A. Internal carotid, usually giving origin to the
     - a. External carotid artery.
   - B. Cerebral artery, with subdivisions, and originating the
     - a. Optic artery.

VOL. 11 1930

2. From the posterior efferent hyal collector artery:
   A. Efferent hyal artery, generally termed the common carotid and sometimes giving off the
      a. External carotid artery.
   B. Afferent pseudobranchial artery, through the first intermediate commissure, running to the spiracular retia and thence continuing as the
   C. Efferent pseudobranchial artery, the anterior carotid or ramus anastomoticus of authors, which forms the
      a. Ophthalmic artery, and then unites with the paired aorta.

A review of developmental stages (figs. 1—9) will serve to recall the morphological relationships of these vessels. For convenience of description it is customary to divide the dorsal aorta into sections, and each writer has his own ideas on this subject, based usually on the conditions presented in a single species. The present author here suggests three divisions for anatomical treatment of the paired dorsal aorta, applicable in all selachians. These are, from rear to front: branchial, pseudobranchial, and medullary.

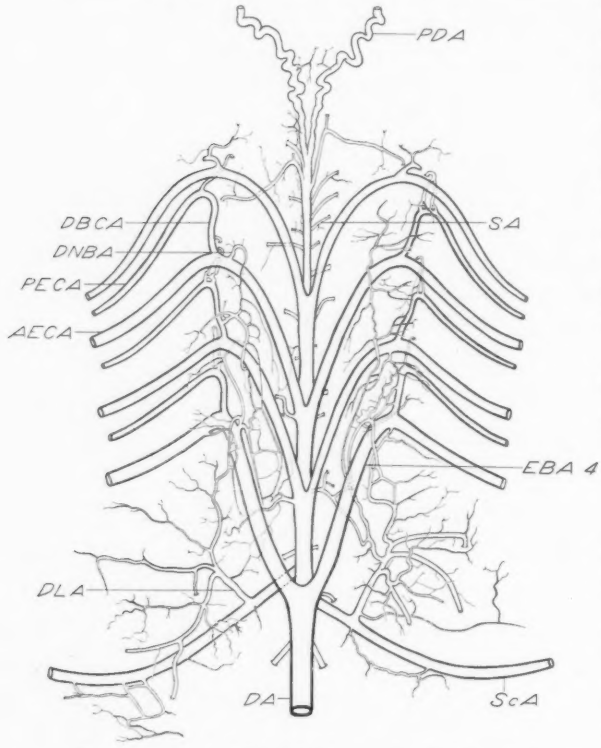


Fig. 18. Efferent branchial system, *Galeus glaucus*, ventral aspect.

AECA anterior efferent collector artery; *DA* dorsal aorta; *DBCA* dorsal branchial commissural artery; *DLA* dorsal lateral artery; *DNBA* dorsal nutrient branchial artery; *EBA* efferent branchial artery; *PDA* paired dorsal aorta; *PECA* posterior efferent collector artery; *SA* segmental artery; *ScA* subclavian artery.

4 PAIRED DORSAL AORTA, BRANCHIAL SECTION.

Arteria vertebrale — Carazzi.
Erste Aortenwurzel — Hyrtl.
Hyoidean epibranchial — T. J. Parker.
Lateral dorsal aorta — Allis.
Paired dorsal aorta — Daniel.
Part of the internal (or posterior) carotid of many authors.

Figs. 18—22; *PDA*.

This section begins at the posterior origin of the paired aortæ and ends at the confluence of the efferent hyal artery, coming from the

posterior collector of the hyoid gill. The paired trunks diverge from the median dorsal aorta some little distance cephalad of the entrance of the first branchial efferents in most sharks, as Galeus (fig. 19) or Catulus (fig. 21); while in a few, as Squalus (fig. 22), they arise just in front of the union of the second efferents, and themselves receive the first pair. Though usually persuing a straight course, the paired aortæ are quite tortuous in Galeus (fig. 19).

Apparently the idea of twin aortæ was not easily assimilated by earlier writers, and owing to its course, small size, and relationships, this section was long considered to be the efferent hyoidean, following HYRTL and PARKER. DOHRN (1886) depicted the true state of affairs, though he seemed not to grasp its full significance until later, and then came the familiar plate of BOAS (1887) on the morphology of the aortic arches, which is well constructed with an eye to emphasizing the correct interpretation. Such a major error should have become obvious long before it did, and this case furnishes a striking example of the futility of attempting homologies upon the basis of comparative anatomy alone, and without a thorough grounding in the developmental history of the region considered.

VOL. 11 1930

In size, this part of the paired dorsal aorta may be quite well developed, as in Galeus (fig. 19), where it is very nearly as large as an efferent branchial artery. HYRTL's figure of Catulus (fig. 21, this paper) gives this vessel an exceptional calibre, much larger than was found in the same species by CARAZZI. Usually (as Galeorhinus, PARKER) it is no larger than the main stem of a coronary artery, and CARAZZI (1905. 2) has figured a practically vestigial condition in Selache, Squatina, and Catulus, where a forward continuation may fail, the slender vessel ending in a few terminal threads. In rays (HYRTL, 1858) the failure is complete. CARAZZI terms this section the vertebral artery, "per comodità e senze occuparsi di omologie" (p. 91), though he fully recognized its identity as the paired aorta. Like the median aorta, this paired division gives off segmentals (vertebrals), one of the most reliable criteria for the identification of any part of the adult aorta, and as he found that nearly all blood transported in these species was expended in actual vertebrals, and the aorta continuing as a slender thread or even network, he chose the name vertebral for the entire section. Needless to say, there can be no justification for such an unnecessary confusion of terms with the attendant danger of wrongly interpreting the true morphological estate.

UNPAIRED HEAD AORTA.

Cranial aorta — Ayers.
Kopfaorta — Hyrtl.

Fig. 21, *UHA*.

This imaginary artery has been one of the causes operating to delay recognition of the paired dorsal aortæ. First described by HYRTL (1872)

in Catulus, its status and importance were established by the author's prestige. Later AYERS (1889) reported the same vessel in Chlamydoselachus, seemingly to place this artery on a firm basis. But many other workers have since been unable to find any trace of it whatever in any species, either in embryo or adult. DOHRN attempted to explain AYERS's paper but only confused matters the more, and it remained for ALLIS (1911. 2) to reexamine the same species and to expose so many other glaring errors in the previous work that AYERS's description has been entirely discredited.

With an accurate investigator like HYRTL, however, the case is different. DOHRN supposed the paragraph and figure on the unpaired head aorta to be due to mistaken observation, but CARAZZI declared such a mistake to be impossible. I am inclined to agree with CARAZZI, as no doubt will the reader also after a glance at fig. 21. In foregoing descriptions of all anterior arteries of the head it will have been noted that Catulus provides far more exceptions and abnormalities, if indeed there is any normal type at all for this genus, than any other described form, and in this fact lies a possible explanation. What HYRTL saw was probably a fused and cephalically directed pair of segmentals, such as I have myself observed in a specimen of Cestracion tiburo, where a slender twig proceeded forward from between the forked origins of the paired aortæ, later to divide, pass up along each side of and to pierce the vertebral column, therein to anastomose with the myelonal artery. In any case HYRTL's vessel is certainly not genuine aorta, since the paired aortæ are shown as well developed.

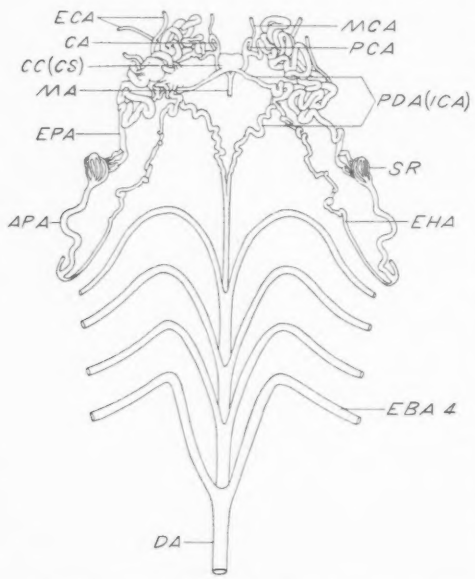


Fig. 19. Carotid system, *Galeus glaucus*, ventral aspect.

APA afferent pseudobranchial artery; *CA* cerebral artery; *CC* carotid crossing; *CS* cephalic sinus; *DA* dorsal aorta; *EBA* efferent branchial artery; *ECA* external carotid artery; *EHA* efferent hyal artery; *EPA* efferent pseudobranchial artery; *ICA* internal carotid artery; *MA* myelonal artery; *MCA* middle cerebral artery; *PCA* posterior cerebral artery; *PDA* paired dorsal aorta; *SR* spiracular retia.

These paragraphs furnish the most striking case encountered in this investigation illustrating the danger of (1) erecting specific types from the dissection of a single specimen; (2) not making adequate allowance for a possible high degree of variability; and (3) attempting to establish adult homologies without thorough embryological prepara-

tion. AYERS followed his incomplete and erroneous description of the head arteries in Chlamydoselachus with a scheme purpoting to explain the morphology of the carotid and related vessels in the entire vertebrate series. The results of this paper were adopted without question for some time, though it rendered the Frilled Shark unconformable with other species in many respects and otherwise caused considerable confusion, until ALLIS straightened out the matter, brought Chlamydoselachus into line with other plagiostomes, and demonstrated the entire fallacy of homologies established twenty-two years previously.

PAIRED DORSAL AORTA, PSEUDOBRANCHIAL SECTION.

Carotide interne — Milne Edwards.
Carotide posteriore — Carazzi.
Carotis interna — Hyrtl, McKenzie.
Carotis posterior — Müller, Dohrn.
Internal carotid artery — Allen, Allis, Kingsley, Daniel.
Part of posterior carotid plus commissure "w" — T. J. Parker.

Figs. 19—22; *PDA*.

Resuming the course of the paired dorsal aorta: from the point of admission of the hyoidean efferent the aorta makes practically a right-angled turn from a cephalo-lateral to a cephalo-mesal direction, pierces the chondrocranium, and embedded deeply within cartilage, unites with its mate of the opposite side. This section is the one commonly known as the internal carotid, which term is admissable descriptively, but which is unnecessary and has no morphological existence.

Reinforced by the confluence of the large efferent hyal, the aorta now takes on a

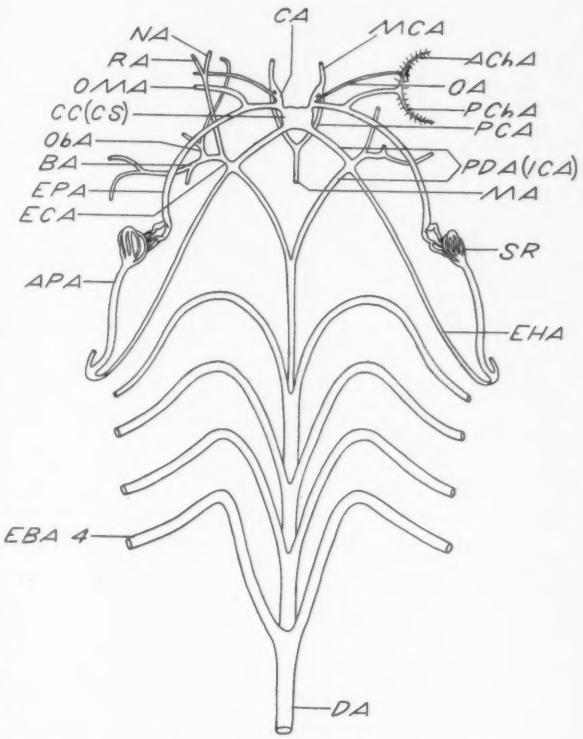


Fig. 20. Carotid system, *Galeus glaucus*, ventral aspect, diagrammed to explain fig. 19 and to reveal vessels otherwise hidden.

AChA anterior choroidal artery; *APA* afferent pseudobranchial artery; *BA* buccal artery; *CA* cerebral artery; *CC* carotid crossing; *CS* cephalic sinus; *DA* dorsal aorta; *EBA* efferent branchial artery; *ECA* external carotid artery; *EHA* efferent hyal artery; *EPA* efferent pseudobranchial artery; *ICA* internal carotid artery; *MA* myelonal artery; *MCA* middle cerebral artery; *NA* nasal artery; *OA* optic artery; *ObA* orbital artery; *OMA* ophthalmic artery; *PCA* posterior cerebral artery; *PChA* posterior choroidal artery; *PDA* paired dorsal aorta; *RA* rostral artery; *SR* spiracular retia.

VOL. 11 1930

diameter commensurate with the work which it has yet to do. Considering (1) the usual reduced calibre of the branchial part of the paired aorta, and (2) the uniformly larger size and straight continuation of the efferent hyal with the pseudobranchial section, the mistake of anatomists in regarding the two larger and continuous vessels as one and the same trunk is pardonable. These conditions provide a second reason for the delayed recognition of the true nature of the paired aorta and again emphasize the danger of a one-sided investigation. The efferent hyal thus is also commonly identified as the internal carotid. When, however, a writer is aware of the real morphology, as CARAZZI, and still persists in labelling drawings in this obsolete fashion it is time to complain and to urge that for the sake of future stability such terms be dropped; the efferent hyal can at least be designated as such consistently.

At or near the confluence of the efferent hyal with the paired dorsal aorta, the external carotid is given off.

COMMON CAROTID ARTERY — T. J. Parker, Allen, Allis, Kingsley, Daniel.

Carotis communis — Stannius, Hyrtl.
Kopfarterien — Vogt & Yung.
Les artères de la tête — Cuvier & Valenciennes.

Fig. 21, 22; *CCA*.

This is another term for which there is no real application. Its usage depends upon the particular author's interpretation of the two carotids, external and internal, to which it gives origin by implication. Two figures have here been so labelled as to give an idea of the artificiality of such a designation: in Catulus (fig. 21; *EHA, CCA*) the hyoidean efferent apparently produces the two carotids, while in Squalus (fig. 22; *PDA, CCA*) it is the paired aorta which so functions.

CAROTID CROSSING.

Figs. 19—23; *CC (CS)*.

This anglification of HYRTL's description applies to the union of the two pseudobranchial sections of the paired aortæ (internal carotids) within the basis cranii. The actual morphological condition is a limited persistence of an embryonic structure known as the

CEPHALIC SINUS — Allis, Scammon.

Kopfsinus — Rückert.
Sinus cephalicus — Raffaele.
Described but not named — Platt.

Figs. 1—9, 19—23; *CS*.

This large space (fig. 1; *CS*) is a common chamber formed by the mesal fusion of the two mandibular aortic arches and two dorsal aortæ, superimposed upon the gut at the most cephalic point attained by any vascular elements at this early stage of development. In a 23 somite Pristiurus embryo, MOLLIER (1906) described the mandibular arch as united with the aorta of its own side, but both rudiments were as yet without a lumen. By the 25 somite stage the two arches had united in the mid-line above the gut, and the first indication of the hæmocœle was visible nearby as a hollowing-out. A few cells indicated the site of the hyoid and third arches. Attainment of 40 somites found the first pair of arches well developed and fusing into a large cephalic sinus over the foregut, and all of the elements present were hollow.

As given by SCAMMON (1911) for Squalus, the development of the sinus is here reproduced in figures 1—3. First in evidence at about 25 somites, it enlarges rapidly so that by a 50 somite stage (fig. 3) it attains relatively colossal proportions. Immediately after its first appearance, a sprout begins to grow out forward from the lower anterior margin of the sinus, the vena capitis medialis (fig. 1; *VCM*). This vessel keeps pace with the increase in size of the parent sinus, and soon (fig. 2) sends a branch backward. Other sprouts then appear from the primary one until in all five pairs of good-sized trunks run outward, and were designated by RAFFAELE (1892) as the V1—V5. His V1 is situated ventrally, at the peak of the mandibular arch, and becomes the ophthalmic artery (fig. 3; *OMA*), but the V2—V5 are to form veins and remain in connection with the vena capitis medialis, the future jugular or anterior cardinal vein (sinus). In a 65 somite stage these veins have all separated from the cephalic sinus (fig. 4) and henceforth are not concerned in a history of head arteries. The parent blood space is by this means greatly reduced in calibre, but in an 86 somite embryo (fig. 5) still has a considerable fore and aft extent. During the final stages of development it ceases to keep pace with the growth of related vessels, and ultimately there is left only a chamber whose longitudinal measurement is no greater than its diameter.

The cephalic sinus was first designed by RÜCKERT (1888), since when its significance has been discussed by various writers. PLATT (1891. 1) with Squalus embryos, described a pair of head cavities cephalad of the premandibular, which she termed the anterior. In the development of the mandibular aortic arches she observed the formation of the sinus, which was here pierced by the curved tip of the notochord and nearly severed, while just below and upon each mandibular arch appeared sprouts representing the ophthalmicæ magnæ. Now since DOHRN had considered these arteries as remnants of a premandibular aortic arch, related to the premandibular head cavities, PLATT suggested that the cut-off, anterior portion of the cephalic

VOL. 11 1930

sinus involved the last vestiges of a pair of arches still further craniad, and segmentally associated with her anterior head cavities. RAFFAELE (1892) also thought the sinus to represent the remains of one or more pairs of premandibular aortic arches.

In my opinion, these conclusions are untenable for the following reasons:

1. The cephalic sinus, being formed by a coalescence of the mandibular arches and dorsal aortæ at the apex of the loop, appears only after the mandibular arches are fully formed, whereas premandibular arches should precede them in sequence of development.

2. PLATT later (1891.2) found that the anterior cavities were not serially homologous with the other head cavities, since they originate as cut-off portions of the alimentary canal, isolated by the down growth of the infundibulum.

3. SCAMMON (1911), also with Squalus, confirmed the presence of the anterior cavities, but other workers have failed to find them in different species. GOODRICH (1919), for example, could not discover them in Catulus (Scyllium), and they are now generally thought to be restricted to Squalus, or at best to a few forms, and to involve a cœnogenetic adaptation which cannot at present be explained.

4. The bulk of the sinus and its derivative vessels separate from the aorta and become incorporated with the venous system.

5. There is no evidence whatever to support such a conclusion.

6. There is no satisfactory evidence of the former existence of any gills cephalad of the posterior mandibular demibranch, a point to be dealt with more fully later.

To my notion, the cephalic sinus has no especial significance at all and is to be regarded as rudimentary rather than vestigial. We do not understand the cause of fusion of such primarily paired structures as the dorsal aortæ, but once fused into such a sinus it is not difficult to conceive of this site as the most favourable one from which the head veins are to develop; in fact there is no other source available at this early period. The sinus is then merely a formative sac for the cephalic venous system, persisting in a greatly reduced estate after the severance of its derivatives.

In many sharks, as Heptranchias and Galeus (fig. 19), the two aortæ communicate in the adult by means of a somewhat rectangular chamber; Chlamydoselachus and Spinax have a commissural anastomosis; and Notorynchus and sometimes Squalus possess a short common stem. In Galeorhinus and Catulus the two trunks appear to cross, but HYRTL found that in the latter genus (fig. 21) they are in communication at this chiasma, while PARKER apparently did not investigate this point in Galeorhinus. ALLIS (1912.2) gives a good discussion of this apparent crossing, which in such sharks as the last two mentioned may be a real one functionally. The two

currents set toward each other and must come into sharp collision in species having the common chamber, producing a tendency to shift the union vertically and to allow each of the streams to continue across the mid-line without so much interference. Thus the left paired aorta would supply the right side of the head, and vice versa. One might think of the adult shark as exhibiting a tendency to "outgrow" the functional handicap imposed by this embryonic fusion.

CIRCULUS ARTERIOSUS CEPHALICUS — Hyrtl.

Fore and aft union of the paired aortæ produces a diamond-shaped continuous vascular loop which has received the above name, — one of purely descriptive interest. In the older terminology, this circle is composed of the following elements from rear to front: dorsal aorta, hyoidean epibranchial, internal carotid, carotid crossing (see any figures of the carotid system). In rays, where the hyo-glossopharyngeal section of the paired aorta is absent, a descent must be made to the dorsal commissural artery between these two gills to complete the circuit. Allis (1912. 3) thought that this route traversed the actual paired aorta, an assumption which is impossible if the commissurals are the same in rays as in sharks, as is commonly supposed. Ridewood (1899) studied the circulus in a large number of fish groups and constructed several types, but found them artificial and possessing no systematic value.

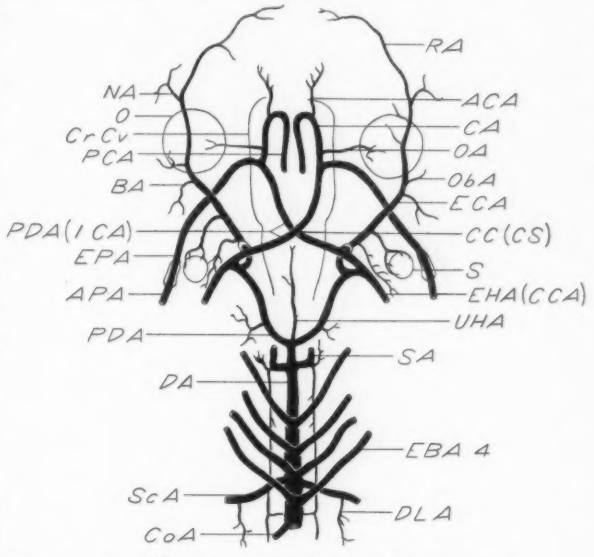


Fig. 21. Carotid system, *Catulus caniculus*, ventral aspect. From Hyrtl.

ACA anterior cerebral artery; *APA* afferent pseudobranchial artery; *BA* buccal artery; *CA* cerebral artery; *CC* carotid crossing; *CCA* common carotid artery; *CoA* cœliac axis; *CrCv* cranial cavity; *CS* cephalic sinus; *DA* dorsal aorta; *DLA* dorsal lateral artery; *EBA* efferent branchial artery; *ECA* external carotid artery; *EHA* efferent hyal artery; *EPA* efferent pseudobranchial artery; *ICA* internal carotid artery; *NA* nasal artery; *O* orbit; *OA* optic artery; *ObA* orbital artery; *PCA* posterior cerebral artery; *PDA* paired dorsal aorta; *RA* rostral artery; *S* spiracle; *SA* segmental artery; *ScA* subclavian artery; *UHA* unpaired head aorta.

PAIRED DORSAL AORTA, MEDULLARY SECTION.

Released from the carotid crossing, each paired aorta again diverges from the meson and passes into the cranial cavity, running along the base

and sides of the brain to a confluence with the efferent pseudobranchial, and thereafter becoming known as the cerebral artery, to which a separate section will later be devoted. The medullary division of the paired aorta may be extremely short (Galeus, figs. 19, 23 A) or have quite an appreciable extent (Catulus, fig. 21; Squalus, fig. 22), and in the older nomenclature is still the internal carotid. From this division or from the cerebral artery the optic artery arises.

Sharks have inherited all of these divisions of the carotid system. In Amphioxus the paired dorsal aortæ extend forward beyond the first gill cleft, that of the left side remaining small and simple, and we may no doubt add, normal. The right paired aorta gives off an arch-like vessel which MÜLLER supposed was a remnant of a most anterior aortic arch. This branch opens out into a wide vascular expansion at the front end of the pharynx, flanking the velum, and ends blindly below by the right metapleur. Dorsally, the right aorta continues cephalad as a complex of vessels to the groove of HATSCHEK, situated in the roof of the oral hood to the right of the notochord. The complex itself supplies the oral cirri, and there is a cross commissure between right and left aortæ beneath the notochord. All of which involved estate evidently has nothing to do with the conditions in higher forms. The shark embryo presents a clear and convincing picture, but Amphioxus has become so highly modified in this respect as to render an understanding very difficult. All that can be said is that the paired dorsal aortæ in each case are homologous structures, and that their extensions into the head beyond the aortic arches are doubtless comparable in general and may if desired be termed internal carotid arteries.

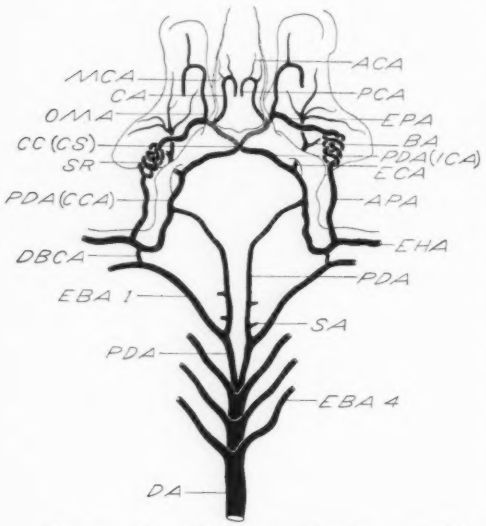


Fig. 22. Carotid system, *Squalus acanthias*, ventral aspect. From HYRTL.

ACA anterior cerebral artery; *APA* afferent pseudobranchial artery; *BA* buccal artery; *CA* cerebral artery; *CC* carotid crossing; *CCA* common carotid artery; *CS* cephalic sinus; *DA* dorsal aorta; *DBCA* dorsal branchial commissural artery; *EBA* efferent branchial artery; *ECA* external carotid artery; *EHA* efferent hyal artery; *EPA* efferent pseudobranchial artery; *ICA* internal carotid artery; *MCA* middle cerebral artery; *OMA* ophthalmic artery; *PCA* posterior cerebral artery; *PDA* paired dorsal aorta; *SA* segmental artery; *SR* spiracular retia.

In Cyclostomes there are a few individual differences in the various groups, but on the whole the carotid system in this Class is quite uniform. The efferent arteries from each gill pass upward to the median

dorsal aorta, midway in which course they are serially connected by a longitudinal vessel, usually termed the "common carotid." This trunk is no more than a connector and is entirely similar to and possibly homologous with a chain of dorsal branchial commissures such as persists to-day in Chlamydoselachus. Caudally, this trunk arises on each side from the aorta by means of a stem that is morphologically the most posterior efferent branchial. It continues far forward into the head beyond the gill area, but we know from recent work that some three gills have been dropped out here, and the head secondarily lengthened, all in response to the highly specialized feeding habits. The longitudinal commissural artery forks cephalically into a median "internal carotid" and lateral "external carotid." The former joins the aorta and is hence recognizable as the persistent most anterior efferent branchial; the latter functions as an external carotid, but arising as it does from a different aortic arch from that in sharks, cannot be strictly homologous with the selachian external carotid.

VOL. 11 1930

The united internal carotids are then said to continue forward as the arteria vertebralis impar, but it is really the aorta which so continues, for behind the pituitary sac it divides into two branches, each of which then runs on cephalically, lateral and ventral to the brain, to supply the nasal region. As will be evident, this latter arrangement appeals strictly to the cerebral system of elasmobranchs, and the forking of the aorta is of course its division into paired aortæ, and the section to which the designation of internal carotid should be restricted, if used at all. The internal carotids have no more real existence here than in sharks.

Cyclostomes, then, present a good primitive picture of the ancestral condition of the main vessels of this region in preselachian forms. The dorsal aorta effects the sole internal cranial supply, and the external carotid, from the first efferent branchial, is the principal source for external structures. No such modifications as in sharks have as yet affected the efferents of the first two arches, and hence the arrangement is far simpler.

OPTIC ARTERY — Allen, Allis, Daniel.

Arteria centralis retinæ — Dohrn, de Beer.
Arteria ottalmica — Emery.
Arteria ottica — Carazzi.
Ophthalmica — Greil.
Ophthalmica minor — Müller.

Figs. 20, 21, 23 A; *OA*.

Usually this vessel originates from the paired aorta just before the latter breaks up into the cerebral arteries, but Carazzi figures the optic as coming from the anterior cerebral in Catulus, probably a good example of shifting

at the base. Always slender, the optic artery is sometimes very fine indeed (Galeus) and difficult to follow. It usually becomes attached to the ventral surface of the optic nerve, with which it penetrates the cranial wall and outer coats of the eye, functioning solely to supply the retina. At the level of the sclera this vessel has to pass very close to the ophthalmic artery, but I have never found any indications of an anastomosis between the two.

While a great many speculations have been made as to the morphology of the ophthalmic, its lesser brother has gone unmentioned. Unquestionably this vessel is but one of the many small branches from the cerebral artery; one which has been carried out along with the extension of the optic stalk. Cerebral branches nourish the brain; hence they would naturally supply the retina. VIRCHOW (1890. 1) discusses all blood vessels of the eye, and DENISSENKO (1880) the histology of the vascular supply to the retina. FRORIEP (1906), in describing the development of the eye of elasmobranchs, states that the first vessels appear therein (Torpedo) at the 14.5 mm. or 71 somite stage.

EFFERENT HYAL ARTERY — Allis.

Carotide posteriore — Carazzi (in part).
Carotis communis — Hyrtl.
Hyoidean efferent — Daniel.
Posterior carotid — T. J. Parker (in part).

Figs. 19—22; *EHA*.

The posterior efferent collector artery of the hyoid arch, unlike all other efferent collectors, has retained communication both fore and aft by means of dorsal branchial commissural arteries. Posteriorly a commissure unites it with the anterior first branchial collector, while cephalad the base of the efferent hyal bends around forward as if to unite with an anterior collector. But no such vessel being present at that point, the further course is continued toward the dorsal aorta as the efferent hyal proper. Also unlike the branchial efferents, which turn back to reach the single aorta, this artery runs forward to unite with the paired aorta. Mistaken identities in this connection have already been discussed. An interesting condition was found in Galeus (fig. 19; *EHA*) in which the route of this vessel is quite tortuous, a factor dealt with later under the efferent pseudobranchial.

AFFERENT PSEUDOBRANCHIAL ARTERY — Allen, Allis.

Abführendes Gefäss der Spritzlochkieme — Hyrtl.
Arteria carotide anteriore — Carazzi (in part).
Arteria hyoidea — Stannius (in part).
Arteria hyoidea-opercularis — Müller (in part).

Arteria ioidea — Emery (in part).
Arterienstamm der Spritzloch-Nebenkieme — Müller.
Pseudobranchial artery — T. J. Parker, Allen, Daniel.
Ramus anastomoticus — Hyrtl (in part).

Figs. 12, 19—22; *APA*.

This artery, the pseudobranchial or anterior carotid (in part) of older terminology, is another product of the posterior efferent hyal collector artery. The importance of this collector in cranial supply can then be scarcely overemphasized when it is remembered that it gives rise to three main trunks: (1) dorsal, the efferent hyal; (2) intermediate, the afferent pseudobranchial; and (3) ventral, the hyomandibular.

The afferent pseudobranchial is always a large vessel, and runs directly forward from the middle course of the hyal collector, then turns dorsocephalo-mesially and breaks up (usually) into a retia in the anterior wall of the spiracle. In this fairly short course it gives off no branches whatever and is commonly quite straight, though in Galeus (fig. 19; *APA*) the sinuosity characteristic of its efferent continuation is already in evidence.

Morphologically (figs. 6—9; *IBCA, APA*) this artery is the first of the series of intermediate branchial commissural arteries as far forward as the point where it either crosses or meets the hyomandibular, that vessel previously identified as the anterior efferent collector of the hyoid arch. This commissure robs the primary afferent mandibular of its mission and finally captures the entire function of arterial supply for the spiracular (now nonrespiratory) demibranch, predisposing the abortion of the original trunk from the ventral aorta. In the great majority of species the hyomandibular crosses ectad of the pseudobranchial, but in Chlamydoselachus (Allis, 1912. 4) and Galeorhinus and Squatina (Hyrtl, 1872) it unites with the latter trunk. In Galeorhinus plebejus, Hyrtl records the unusual and perhaps individual variation of a double origin of the afferent pseudobranchial from the hyal collector. The two roots unite at the point where they receive an exceptionally strong hyomandibular, and the further continuation is single. Acceptance of the main stem of the hyomandibular as an anterior hyal collector explains this arrangement to a nicety, and in this specimen there are consequently two intermediate commissures connecting the hyal collectors.

In all cases the further pathway of the afferent pseudobranchial crosses space once occupied by the first gill cleft. This slit having become restricted to, at most, a small dorsal opening, its former territory is now available and the commissural trunk is then able to effect union with the former posterior mandibular collector, no part of which remains in this immediate vicinity save the spiracular retia, and even this remnant may become entirely obsolete. The most cephalic portion of the afferent pseudobranchial then represents

VOL. 11 1930

a secondary forward growth of the intermediate branchial commissure of the embryo.

In rays (HYRTL, 1858) this artery is especially strong, and divides upon reaching the neighborhood of the large spiracle into (1) one or more muscular rami for the adductor mandibulæ, and (2) the pseudobranchial branch. In Chimæra (ALLIS, 1912. 4), the hyomandibular artery is given off by the afferent pseudobranchial, as its ventral connection with the hypobranchial system has aborted, a condition of some significance in view of the morphologies here proposed.

SPIRACULAR RETIA.

Rete vascolare dello sfiatatoio — Carazzi.
Wonder net — Daniel.
Wundernetz — Hyrtl.

Figs. 19, 20, 22; *SR*.

HYRTL (1872) described this structure in detail and thought that it represented a bipolar retia, the ends of which had been shoved upon one another to produce an S-curve in all the anastomosing branches. CARAZZI (1905. 2, p. 94) also speaks of "una bellissima rete vascolare bipolare", but this appearance is only secondary and due to degeneration, as the original condition in this demibranch must have been similar to that in an ordinary functional gill, where two parallel vessels, afferent and efferent, are cross-connected by a capillary network. Such a construction is retained by Selache, the rete of which is illustrated by CARAZZI (1905. 2, fig. 18, p. 95). Each of the two main trunks assumes a tortuous course within the pseudobranch, and constantly diminishes by giving off unilaterally a complex series of anastomotic twigs, each main stem then terminating in a small blind pocket. Only a short portion of the former vertical extent of this structure remains.

Sharks with a persistent spiracular opening have the retia well developed, as Notorynchus, Centracion, and Squalus (fig. 22). If some gill filaments are still present, as Centracion with eight, the detailed anatomical relationships are the same as those of a normal demibranch. But even in forms where the external aperture is very minute or entirely aborted the retia is nevertheless usually retained, as in Carcharias, Cestracion, Isurus (Oxyrrhina or Lamna), Vulpecula (Alopecias), and Galeus (fig. 19; *SR*); and in Squatina and Catulus, HYRTL described the gradual reduction with individual growth, resulting in a final complete obliteration of the retia, so that afferent and efferent sections of the pseudobranchial artery become perfectly continuous (fig. 21) and here form an actual ramus anastomoticus from hyoid gill to paired aorta. This is the case also in Chimæra. In rays the spiracle has taken on a new function and the retia is always proportionately much larger than in any shark.

EFFERENT PSEUDOBRANCHIAL ARTERY — Allis, de Beer.

Anterior carotid — T. J. Parker.
Arteria carotide anteriore — Carazzi (in part).
Carotis interna anterior — Müller, Dohrn.
Ramus anastomoticus — Daniel, Hyrtl (in part).
Zuführendes Gefäss der Spritzlochkieme — Hyrtl.

Figs. 19—22, 23 A; *EPA.*

Continuing the general forward direction of the afferent pseudobranchial, this vessel swings around through a cephalo-mesal arc, crossing the floor of the orbit ventrad of all other structures, and perforates the cranial wall to unite at a right angle with the paired dorsal aorta below the inferior lobes of the brain. The efferent pseudobranchial may arise from the spiracular retia, or may be perfectly continuous with the afferent trunk in cases where the retia is absent. Its termination is always the same. In this course it may give off several small muscular twigs, perhaps comparable to the dorsal nutrient branchials of other efferents, but the only main collateral originated is the ophthalmic artery. As may be reviewed in figs. 1—9, the efferent pseudobranchial is the entire and actual persistent upper (efferent) section of the first or mandibular aortic arch. It is hence not an anastomotic trunk, but a real efferent branchial artery, whose collector portion is confined to the spiracular retia and perhaps to an isolated tributary of the hyomandibular artery (se p. 216, 217). Choice of a name should then by all means be made from either (1) efferent pseudobranchial, or (2) efferent mandibular artery.

CARAZZI has here strayed from the only safe pathway of morphological interpretation and has reached conclusions which are at variance with the embryological plan and history of the arteries in the immediate region under consideration. At times he does not appear to grasp the real significance of the structures which he so carefully dissects. His figures 16 and 17 (1905. 2, p. 92, 94) show the efferent pseudobranchial (his anterior carotid) entering the carotid crossing in Selache, but they are defective and misleading in that they do not show the forward continuations of the paired aortæ as the cerebral arteries. The efferent pseudobranchial is here interrupted by a glomus (gomitolo), a branch continuing on at one side to the carotid crossing. But this branch is obviously the paired aorta *from* and not toward the crossing, and the other trunk from the glomus is really a side branch, arising slightly laterad of the confluence of pseudobranchial and aorta, and consequently representing the ophthalmic artery. CARAZZI speaks of and depicts the four carotids as meeting at the carotid crossing in Catulus, and of an anastomosis between the efferent pseudobranchials in Squatina, but analysis of his figures shows that all sharks are exactly alike in these particulars, which are as here described in the first paragraph on the efferent pseudobranchial artery.

VOL. 11 1930

The trajectory of this vessel supplies some highly interesting details. In Catulus (fig. 21), Squalus (fig. 22), Galeorhinus, Notorynchus, Chlamydoselachus, and Squatina, there is no particular meandering, while in Selache the artery courses in undulating fashion. Finally, in Cestracion, as noted by MÜLLER and figured and described by HYRTL, and in Carcharias (VIRCHOW, 1890. 2), the efferent pseudobranchial and the forward portion of the efferent hyal are thrown into a number of sinuous loops and twists, forming more or less of an arterial ball at either side, between brain and orbit. TROIS observed similar conditions in Isurus (1879) and Vulpecula (1882).

But these peculiarities, strange as they may be, and which caused considerable speculation on the part of their observers, are now dwarfed by comparison with the wonderful development of this construction in Galeus (fig. 19). The exact disposition of the vessels in situ has been carefully reproduced, but the outline figure fails completely to give a true notion of the degree of complexity, since the tangled mass of arteries is as deep as wide. Furthermore, the folding process so pronounced in the efferent pseudobranchial, and more strongly marked in the efferent hyal than in any other species heretofore described, extends in Galeus even to the paired aortæ. The distance in a straight line from the spiracular retia to paired aorta, — i.e., the morphological course of the efferent pseudobranchial was 65 mm. in the single specimen which could be secured for dissection, whereas the actual length of this vessel when unravelled was no less than 380 mm., — almost six times the required extent! It was necessary to break a great number of fine threads of connective tissue to untangle this trunk. It has also been necessary to construct two figures (19 and 20) of the same set of arteries, as the morphological relationships of the parts concerned are entirely obscured by this complicated folding, and other and more dorsal vessels hidden from view.

VIRCHOW (1890. 2) thought such a meandering course as had been observed by that date was due to an increase in size of the head vessels. But CARAZZI objected on the grounds of the usual absence of such sinuosity in the efferent hyal, and offered the much more plausible explanation that the spiracular retia is retained, and the efferent pseudobranchial coiled up so that the blood pressure of the cerebral and optic circulations may be regulated and sudden changes prevented. This seems the only likely interpretation available in the present state of our knowledge, and will also account for the development of a glomus in the course of any of these arteries.

In rays the efferent pseudobranchial is a much smaller vessel than is the afferent, and HYRTL (1858) supposed that the flow of blood was in the opposite direction from that which he later described in sharks. The spiracular demibranch is relatively so large in rays that he thought it functioned in a

respiratory capacity, oxygenating venous blood brought from the eye by the efferent pseudobranchial (Zuführendes Gefäss) and transported thence through the afferent pseudobranchial (Abführendes Gefäss) to the hyoidean collector, and then to the dorsal aorta. The actual facts as to the direction of flow of this blood stream, and as to the function of the spiracular demibranch in this highly modified group of elasmobranch fishes have never been determined. The spiracle, and not the mouth, is here the principal incurrent opening for water used in respiration, and it may be that the demibranch located therein has retained a greater degree of its original development because it can serve in freshening still further the arterial blood destined for the eye and brain, assuming the current to flow cephalad. Or the reason for such persistence of a large retia may be the need for regulation of blood pressure, as CARAZZI urged for the meanderings of the selachian efferent pseudobranchial. At any rate, HYRTL's interpretation, while not impossible, is extremely unlikely.

VOL. 11 1930

OPHTHALMIC ARTERY — Owen, T. J. Parker, Allen.

Arteria choroidalis — Dohrn.
Arteria ophthalmica magna — Müller, Stannius, Carazzi.
Arteria orbitalis — Greil.
Ophthalmica magna artery — Allis, McKenzie, Daniel, de Beer.
Described and figured by Emery.

Figs. 20, 22; *OMA*.

As seen in Galeus (fig. 20; *OMA*) this vessel arises from the efferent pseudobranchial near the union of the latter with the paired aorta in the mesal central portion of the orbit. It passes thence directly to the eyeball without giving off any collaterals, plunges through the sclerotic coat, and divides upon the outer surface of the choroid as the anterior and posterior choroidal arteries (*AChA, PChA*).

The ophthalmic is a uniform structure in all sharks. CARAZZI designates by this term a tiny twig arising from the orbital ramus of the external carotid in Selache, and thought this construction a distinctive character of the genus or possibly the family. But as already explained (p. 240), the ophthalmic is represented by a branch from a glomus situated in the usual site of origin of this artery, and CARAZZI's ophthalmic must be merely one of the six regular divisions of the orbital stem, one for each eye muscle. In Squatina he found that the ophthalmic bifurcates before reaching the eye.

In his many papers on head circulation in teleosts, ALLIS associates the ophthalmic with the choroid gland, which he considers a vestige of a premandibular gill, and thinks the artery is hence (1) a commissure from the mandibular aortic arch to a gill which has lost its own arch (1908), or (2) a persisting efferent premandibular trunk (1912. 1 in teleosts; 1914 in Cera-

todus). In 1914 he stated that the dorsal portion of the efferent pseudobranchial is formed by the fusion of the proximal part of the ophthalmic with the dorsal section of the mandibular aortic arch in the embryo. That this is not the case, at least in sharks, may be seen from a review of figures 3—5, where it is evident that the ophthalmic is always a branch from the most dorsal portion of the first arch.

ALLIS has never at any time mentioned an actual observation of such a structure as a "choroid gland" in elasmobranchs, nor has anyone else as far as I could determine. There is no evidence of any sort of glandular structure throughout the entire course of the ophthalmic in those sharks personally dissected, and a careful search was made to determine the facts of this particular point. Nevertheless, ALLIS represents the choroid gland in all of his diagrams and adheres to this speculative and entirely unconfirmed morphology. Discussion of the possibility of former preoral gills will be deferred until the division of the external carotid have been considered.

The facts upon which any conclusion as to the morphology of the ophthalmic artery may be based are: (1) it is the first to develop of any of the derivatives of the aortic arch system, appearing almost immediately after the hollowing-out of the first arch, strong evidence as to its great phylogenetic age; (2) supplied with branches in the embryo but with none in the adult; (3) arises from the mandibular aortic arch quite near the union of that vessel with the paired aorta; (4) supplies only the choroid layer of the eyeball, running as directly as possible; (5) after it is well formed the paired aorta begins a secondary forward growth as the cerebral artery (figs. 6—9).

Precocity of appearance and the straight, unbranched course of the adult ophthalmic artery favor its interpretation as a former branchial component; transient embryonic collaterals and adult distribution do not. Its site of origin argues neither way since this point may or may not have shifted slightly, and the artery may have been originally connected with either mandibular arch or aorta. In view of the developmental history of this vessel it would seem to possess considerable significance, and if so then we could not regard it as a purely fortuitous sprout. Comparative anatomy fails to throw any light on this problem, but the facts enumerated in the foregoing paragraph lend color to the following speculation.

Presume a simple prechordate form in which the brain is merely a straight expansion of the neural tube and whose sole sense organs are diverticula (optic vesicles) from brain to exterior. The anterior vascular system consists of a tubular, pulsating heart, continued forward as the ventral aorta which passes up around either side of the alimentary canal in the form of mandibular aortic arches, these turning to run caudally as the dorsal aortæ. From the cephalic apex of this loop, on each side, there arises a stem which proceeds forward and has sole charge of nourishing all structures anterior

to its origin, since it is the only artery in the region. It would be provided with a number of branches, among which the most important would be that one supplying the optic vesicle, itself the major structure here present. Did we have such a condition in an existing animal we could speak of this vessel as the cephalic artery. But later, when the brain had increased greatly in size and complexity, and when sense organs had multiplied and the optic vesicle become specialized, a secondary forward growth of the aorta robbed this cephalic artery of its opportunity for greater service and caused its gradual restriction to a single main stem, that one running to the former mesal surface of the optic vesicle, now the choroid. To-day, the cephalic artery begins its career as the great trunk line of the head and has numerous branches, but is supplanted by the aorta and reduced to the straight and unbranched ophthalmic. Thus I read in the ontogenetic pictures of this vessel a profound general significance which does not involve the reduction of a supposed former gill or other element, but which implies a selective competition for cerebral supply in which the paired aorta is the victor.

VOL. 11 1930

EXTERNAL CAROTID ARTERY — Allen, Allis, Kingsley, Daniel.
Arteria facialis — Vogt & Yung.
Arteria orbitale — Carazzi.
Arteria orbitalis — de Beer.
Arteria temporalis — Greil.
Arteries sent to jaws — Monro.
Carotid — Owen.
Carotide interne postérieure — Milne Edwards.
Carotide posteriore — Emery.
Carotis externa — Hyrtl, McKenzie.
Carotis facialis — Rathke.
Carotis interna posterior — Müller.
Carotis posterior — Müller, Stannius.
Gesichtsarterie — Vogt & Yung.
Posterior carotid — T. J. Parker (in part).
Figs. 20—22; *ECA*.

The origin of this artery is diverse: (1) it comes from the union of the hyoidean efferent with the paired aorta, so that there appears to be a four-square meeting of the vessels, as in Notorynchus, Selache, Galeus (fig. 20), and sometimes Catulus; (2) it may be given off by the paired aorta before the point of entrance of the efferent hyal, as Catulus (fig. 21); (3) by the paired aorta after the confluence of the efferent hyal, as Galeorhinus, Chlamydoselachus, and Squalus (fig. 22); or (4) by the efferent hyal before its union with the paired aorta, as in Cestracion and Squatina.

After its production, the external carotid may traverse the cranial wall along with the hyomandibular nerve (Centracion) or may not enter cartilage at all (Notorynchus). In either case it attains the orbit,

whose floor it crosses, and where it gives off the orbital artery (figs. 20, 21; *ObA*) for the eye muscles. Continuing forward through the orbito-nasal canal, the external carotid next sends a buccal artery (figs. 20—22; *BA*) with maxillary and mandibular rami backward and downward to the adductor mandibulæ, and the main stem lastly divides into a nasal (figs. 20, 21; *NA*) for the olfactory cup and rostral (figs. 20, 21; *RA*) for the terminal regions of the snout. Such a distribution occurs in Notorynchus, Chlamydoselachus, Galeorhinus, Squalus, and others. Catulus (fig. 21) may show a different arrangement, and in Galeus (fig. 20) the divisions are more centralized, and the orbital appears as a branch from the buccal.

PARKER's (1886) terms for the divisions of the external carotid are: orbital, buccal, maxillo-nasal, and rostral; CARAZZI's (1905. 2) are: oculare, mascellare, and mandibolare. This latter nomenclature was given in connection with Selache, where the oculare (orbital artery) is very slender and terminates almost immediately in a glomus, from which two branches continue "all'occhio e ai muscoli oculari" (p. 94). He considered one of these to be the ophthalmic, but undoubtedly both must be but branches of the external carotid, two of which seem to be entirely overlooked or omitted.

PARKER described the course of the orbital in Galeorhinus as follows (1886, p. 695): "This sends off twigs to the posterior wall of the orbit, and then divides into two branches, a dorsal which supplies the superior rectus, superior oblique, and inferior oblique muscles, and a ventral which supplies the internal and external recti. The inferior rectus apparently receives its blood supply from a special branch of the posterior carotid." In the accompanying figure 11, this special branch passes from the external carotid at a point immediately opposite the origin of the orbital, so that it may be considered as having shifted basally to a more convenient and direct site.

The selachian eye, using the term in its most comprehensive sense, is then supplied with arteries from three different sources: (1) the optic, from cerebral artery (paired aorta) to retina; (2) the ophthalmic, from efferent pseudobranchial to choroid; and (3) the orbital, from the external carotid to the eye muscles. Their order of phylogenetic appearance seems to have been ophthalmic, optic, orbital; they each serve a different type of tissue; but finally they all agree in their morphology, if the writer interprets them correctly, in that they all represent originally simple nutrient rami.

As is well known, there is no correspondence between the external carotid of fishes and the ventral vessel known as such in mammals. Original workers, like HYRTL, employed the terms of human anatomy and may be pardoned for occasionally using a name which implies an impossible homology. DE BEER (1924) apparently aims at correcting this condition when he calls the selachian external carotid the orbital artery, and restricts the

designation of external carotid to the ventrally produced hyomandibular artery. Such a change will scarcely be able at this late date to overthrow the time honoured usage in fish groups, and is moreover inappropriate because the piscine external carotid is the actually important muscular nutrient of the facial region, the hyomandibular being a relatively insignificant vessel which does not begin to fulfill this function. Should a revision of names appear advisable, the designation facial artery seems best for the external carotid. Having already noted that the so-called internal carotid is really the paired aorta, it might be well then to drop the use of the term carotid entirely in at least the lower vertebrates.

The morphology of the external carotid has been the subject of considerable research. DOHRN (1890) thought it might represent the remnant of a premandibular aortic arch, as certain of its branches seem to favour such a belief. ALLIS has done a great deal of work on this artery and has formed several conclusions at various times. It "would seem to be an artery developed from the dorsal nutritive or muscle branches of one or more prevagal aortic arches" (1908, p. 130). He here also states that its principal components are derived from the hyoid arch in all fishes except Dipnoans (Ceratodus), where they come from the glossopharyngeal arch. Again (1911. 1) in considering the condition of the external carotid in Polyodon and Acipenser, he says that in fact it arises from the base of the efferent hyal, and if it can be considered as a branch of this artery, it is then either a dorsal muscle branch or a commissure connecting up cephalically with one or more prehyal vessels. Origin of the carotid from the aorta would then be due to a shifting up to that trunk, and thence along it either forward or backward. Next (1912. 1) he thought that the selachian external carotid may equal the dorsal branchial muscle artery of Amia, developed in relation with prehyoid efferents and their dorsal commissure, plus possibly the anterior hyal efferent. Lastly (1916) ALLIS said the mandibular of this artery is probably the anterior mandibular efferent, receiving a commissure from the hyomandibular (Chlamydoselachus), and the maxillary a forward continuation of this cross-commissure.

But none of these speculations which involves a branchial component will satisfy all conditions. The external carotid arises from the paired aorta in a territory between (usually) the first and second aortic arches, and nearly always in very close proximity to the second. It can then hardly have anything to do with a mandibular or premandibular gill as a respiratory trunk. Furthermore all of its branches are strictly muscular rami, so that its identification by ALLIS as a dorsal nutrient branchial artery is by far a more likely explanation. Such an artery has previously been described (p. 199, this paper) as attaining vastly supernormal proportions in Squalus and Catulus, and a development of the external carotid in just such a fashion seems to

VOL. 11 1930

meet all requirements. It arises late in ontogeny, as it no doubt did in phylogeny, further evidence of its non-respiratory character, and augments with the growth of the head, constantly expanding its territory forward to keep pace with its function. The presence of rami along the jaws is due to the occurrence of muscles there also, which require nourishment, and does not necessarily argue the former presence of demibranchs at these sites. An anastomosis with the hyomandibular in a single described species is also no proof of any forward extension of the intermediate commissural system, as anastomoses are abundant everywhere in the shark body, both among arteries and veins, and are apt to occur where any two contiguous vessel systems approach sufficiently closely.

From the evidence of my dissections I would establish the external carotid as the dorsal nutrient branchial artery of the efferent hyal, — greatly hypertrophied, and whose base may shift upward to arise from the nearby aorta. Another possible conception would interpret this vessel as an overgrown intercostal division of a segmental artery, with a base sometimes shifting downward onto the efferent hyal. A similar morphology was held for the subclavian.

In these discussions of head arteries, mention has several times been made of the so-called evidences for the former occurrence of preoral or intermediate gills, as claimed by the majority of older investigators. This important topic may now be considered.

The chordate branchiomere consists of skeletal, muscular, nervous and vascular components and the problem has frequently been attacked from each of these standpoints, but the conclusions reached by specialists in these several fields have been neither complete nor harmonious. The ancestral number of gills is now thought to be much lower than was once supposed. The adult Amphioxus has a large and indefinite series, one hundred or more, as a secondary condition. In development, as summarized by HERDMAN (1904), 14 gill clefts appear midventrally and then shift over to the right side; next 8 occur on the right side dorsally; then the first set migrates to the left, where some are suppressed so that the pairs become equal in number and segmentally arranged. This results in the "critical" stage, of from 7 to 9 clefts, the nearest approach to the condition in craniate embryos, and presents a curious history which certainly cannot be regarded as palingenetic. Later on, tongue bars arise to subdivide the primary gills, which also increase with age so that they become much more numerous than the myotomes, and cross bars develop to further complicate the definitive condition.

Of Cyclostomes, Bdellostoma has the largest number of clefts, 14 being frequently attained by mature individuals (JACKSON, 1901). This figure should be increased to 17, since STOCKARD (1906) demonstrated the appearance and subsequent complete atrophy during development of a hyomandibular and

two post-hyomandibular gills. Other forms have considerably fewer clefts, usually 7 as in Petromyzon, though the ammocœtes larva has indications of 8 at one stage (Cori, 1906). Myxine has 6, but Cole (1913) found vascular evidence of a former greater number.

In detailing the condition in elasmobranchs, the spiracle is to be understood as constituting the first cleft. Dean (1895) states that of fossil species, a Permian pleuracanthid had 8, and the Lower Carboniferous Cladoselache probably the same number. Hybodus, a Liassic cestraciont, had 6. Of living forms Heptranchias and Notorynchus of the Hexanchoidei head the list with 8, then comes Hexanchus and Chlamydoselachus of the same Super-family, and Pliotrema of the Squaloidei with 7, and finally all other forms have 6 clefts, or 5 if the spiracle disappears.

The case of Pliotrema, family Pristophoridæ, is an aberrant and unexpected one, standing as this shark does at the opposite end of the systematic list from the primitive notidanids. The genus consists of a single species, P. warreni, taken from the coast of Natal and the Cape of Good Hope. In this regard Garman says (1913, p. 248): "This genus has six gill clefts on each side. Aside from these there appears very little to separate it from Pristophorus. Whether this number of clefts has been continuously retained from a six-gilled ancestry or has been secured by specialization, or by reversion, from five-gilled ancestors is not yet determined. It is certain, however, that its possession in connection with the general structure and affinities gives us no reason for placing the family any nearer to the Hexanchoids."

Indications of former gills have been frequently investigated in the plagiostoma. Van Bemmelen (1886) established the variously termed postbranchial, ultimobranchial, or suprapericardial body as a remnant of a seventh cleft in many pentanchid forms. Daniel (1916) reported the presence of a well developed vestige of an eighth and even traces of a ninth branchial arch in Notorynchus; Hawkes (1907) and Goodey (1910) vestiges of a seventh in Chlamydoselachus; and Hawkes (1906) of a sixth in Centracion (Heterodontus). This raises the maximum number of gill clefts for sharks to a possible limit of 10. 8 to 9 clefts is usually taken as primitive for vertebrates, the condition in Bdellostoma being quite exceptional and perhaps retaining the original instability of a recently acquired series of structures. 8 seems to have been the prevalent number for a considerable period, since when a gradual reduction down to the single opening of Cryptobranchus is seen among living adults.

The order of reduction appears to the writer to have always been in a cephalic direction, as witness the vestiges just described, all of which are found caudad of the last functional gill. Kingsley (1908, p. 185), speaking of the five aortic arches of "typical vertebrates" says, "There is some evidence to show that the number is really six, an arch dropping out between

the fourth and fifth of those recognized here." No further reference to such a loss has been found in any of the many references consulted, nor can I imagine what the nature of the said evidence could be; — there is certainly none from elasmobranch development or adult anatomy. The number of aortic arches depends upon the stage of ontogeny or evolution under consideration, and it can hardly be claimed that there is any characteristic or typical number for the phylum. DOHRN (1887) thought there was a possibility of a cleft having atrophied between the spiracular and glossopharyngeal, and that the thyroid may have been associated with this vanished slit; but that was before the day when the homology of the thyroid with the cephalochordean endostyle was established. Almost every conceivable orifice in the vertebrate body and a great variety of anterior degenerate glandular or vascular masses have been accused of once forming a member of the gill complement. Among structures so allocated are the nose (MARSHALL, 1879), mouth (DOHRN), hypophysis, lens of the eye, and anus. But the invaginations concerned in all of these organs save the thyroid are from the ectoderm, whereas gills develop from the enteric lining, and there is moreover, nothing in embryology to really substantiate these claims.

WYMAN (1864) described a vestigial seventh gill cleft in an embryo of Raja, but VAN BEMMELEN (1886) found the structure concerned to be merely an ectodermal groove or crease, with no corresponding pharyngeal outpocketing, and having nothing to do with a true cleft. The latter author, studying quite a series of elasmobranch embryos and adults, then went on to make several claims of his own which subsequently met with a like fate at the hands of others. These were (1) a small follicle in the angle of the jaws, underneath the mucosa and without a lumen, which he would have as the vestige of a cleft between the jaws and labial cartilages, (2) the dorsal and (3) ventral cæcum or canal leading from the spiracle. RIDEWOOD (1896) studied the spiracle and denied the latter two homologies. MÜLLER's original idea that the dorsal spiracular cæcum was designed to convey sound waves to the inner ear has outlived the thesis of VAN BEMMELEN, who disputed him. ALLIS (1916), with Chlamydoselachus, found the jaw-angle follicle and its arterial supply, and thought it might be a remnant of a mandibular or premandibular cleft. GREGORY (1904), working on the skeleton, hypothecated an ancestral form in which the first two visceral arches were primitive, unattached to the cranium, and gill-bearing, and he also assumed the existence of preoral arches. The labial cartilages were long considered to represent one or two such elements, or as branchial remains between the mandibular and hyoid arches, but are now regarded as extravisceral pieces, serially homologous with the extrabranchials, and belonging to the mandibular arch.

PLATT (1891. 1) as before mentioned, thought that the forward portion of the embryonic cephalic sinus consisted of vestiges of former aortic arches

segmentally associated with her anterior cavities, though she raised no question as to any possible gills they may once have supplied; and RAFFAELE (1892) also suggested that the sinus may contain the dorsal ends of a certain number of preoral arches, coalesced with each other and with the adjacent aortæ. DOHRN (1890) believed that certain branches of the external carotid indicated a former premandibular arch, and that the so-called choroid gland of the eye represented a former premandibular gill, with which the ophthalmic artery was associated. ALLIS (1908) adopts the latter idea, showing the choroid gland as a vestigial gill in all of his diagrams, and interpreting the ophthalmica magna as a commissure running forward from the mandibular arch. He later (1916) renewed the labial cartilage idea, for in speaking of the maxillary branch of the external carotid of Chlamydoselachus, stated (p. 114) that it sends a branch "ventro-posteriorly along dorsal edge of posterior upper labial cartilage, and another toward the corresponding edge of the anterior upper labial, both branches suggesting efferent arteries of a premandibular arch."

VOL. 11 1930

DOHRN's hypothesis that the mouth of chordates was a neostoma, arising from the midventral fusion of a pair of gill clefts, necessitated a search for the old mouth possessed by prechordates before the appearance of gills and clefts in phylogenetic descent. Such a paleostoma was then found in a dorsal opening of the alimentary canal to the exterior via the infundibulum, neurocœle, and anterior neuropore, and again the earthworm was inverted in order to fit him for the role of our distant progenitor. Some workers have even gone to the extreme of inventing half a dozen different mouths to account for relatively trivial inequalities in morphological detail. But there is a decided tendency of late to reject the gill-slit and all other polystomal theories, and to regard the mouth as a uniformly homologous structure from medusa to man. All of the evidence of embryology and physiology favors such a view. What would be the functional utility of a change of oral openings, and how would countless generations of animals subsist while passing through such a crisis? A mutation so perfect as to produce an effective new mouth in a single generation is inconceivable; likewise the gradual perfection of the new during slow abortion of the old, involving a long period in which two functional mouths would coexist.

PLATT (1891. 2) found that the mouth involution of Batrachus tau, a teleost, is double at first and with a median ventral partition, but this condition has since been demonstrated as secondary. Aside from a serial relationship in position, which is none too perfect, there is no embryological evidence for a gill-cleft origin of the mouth, though anatomically the cartilages and muscles have long been established as homodynamous with those of the branchial arches. Now if the mouth has always been a mouth, it could never have represented a fusion of gill-slits, and its arches could never have borne

any gills save a posterior mandibular, which bordered the first cleft in rear. But there appears nothing inconsistent in such a belief with the identifying of the jaws as visceral arches. The endoskeleton being a purely chordate characteristic, the ancestral mouth, like the incipient gills, lacked hardened support. But when increase in bulk and activity necessitated such reinforcement, cartilages would be formed about the mouth for the same reason and in the same manner as those for the branchial units. And the same argument holds good for muscular and other components. The gill clefts arose on either side of the mouth and immediately in rear, but this does not compel the implication of serial homology. The case is one of contiguity rather than of successive sameness.

The mouth of Amphioxus is not at all comparable with a pair of gill clefts. In cyclostomes the original conditions have become so altered as to render a correct reading very difficult; a cartilaginous framework is present for the gills but not for the mouth. This branchial basket has never been successfully connected with the visceral arches of sharks, and probably represents a different sort of early attempt at gill support, since highly modified. And the absence of jaws may be primitive, or a secondary adaptation to sanguivority, or STOCKARD (1906) may be right in finding jaw rudiments in Bdellostoma, and in homologizing the so-called tongue of this hag with the mandible of gnathostomes.

In view of all of the foregoing arguments the writer cannot subscribe to the gill-cleft or any other polystomal theory, all of which appear to be entirely fanciful and ill-founded. But should the reader be committed to any such hypothesis, the idea of preoral gills is still illogical, for were a pair of clefts selected for prehensile purposes, they would most certainly stand at the front end of the series and not somewhere in the middle.

Finally, in any case, let it be recalled that from the first appearance in the animal kingdom of a complete digestive tube, the mouth is invariably a terminal structure, either actually or morphologically. Such an inferior location as is seen in the shark is due to a huge overgrowth of the upper jaw region into a rostrum, and takes place in the embryo *long after* the appearance of the gill clefts. How then, could there be any preoral gills? Moreover the evidence for such structures is highly speculative and rests upon exceedingly reduced tissues, many of which may not really be vestigial at all. Every glomus in the course of an artery and every nodule of fatty or glandular cells can by no means be considered as satisfactorily demonstrating a former gill. One may also readily accept the idea of a premandibular and mandibular somite without inferring that they once were associated with gills.

The only undisputed cases of cephalic gill reduction in sharks are those of the posterior mandibular and anterior hyoidean demibranchs. As suggested by DOHRN (1887), the enormous growth of the mouth and its skeletal

and muscular components encroached upon the territory of the first gill cleft to such an extent that its ventral portion was compressed, culminating in loss of function and finally in obliteration. The two demibranchs bordering this cleft became reduced and crowded to the point of uselessness, the posterior set (anterior hyoidean) succumbing first. To-day, some sharks retain a few anterior filaments (posterior mandibular demibranch), others none at all. The dorsal part of this cleft remains as the spiracle, the external opening of which is frequently obsolete, and possession of even this vestige has been due to change of function.

VI. THE CEREBRAL SYSTEM.

CEREBRAL ARTERY — T. J. Parker, Allen, Allis, Kingsley, Daniel.

Arteria cerebrale — Carazzi.
Brain artery — Allen.
Encephalic artery — McKenzie, Allen.
Gehirnarterie — Hofmann.
Hirnarterie — Stannius, Vogt & Yung, Hyrtl.
Zweige zum Hirn — Müller.

Figs. 19—23; *CA*.

The paired dorsal aorta, medullary section, may be termed the cerebral artery as soon as it has received the efferent pseudobranchial. As already described, it gives off the optic artery to the retina. The cerebral artery then divides fore and aft into apparently two main trunks, the division taking place (fig. 23) at the base of the mesencephalon, between the optic chiasma in front and the inferior lobes in rear. Actually, however, there are three main stems, the cephalic fork again dividing. Upon the breaking up of the common cerebral artery we have attained the cerebral and final section of the paired dorsal aorta. CARAZZI has here confused his morphology again by regarding the cerebral artery as a continuation of the efferent pseudobranchial instead of the paired aorta; this is actually the case in Chimæra, where the connection between

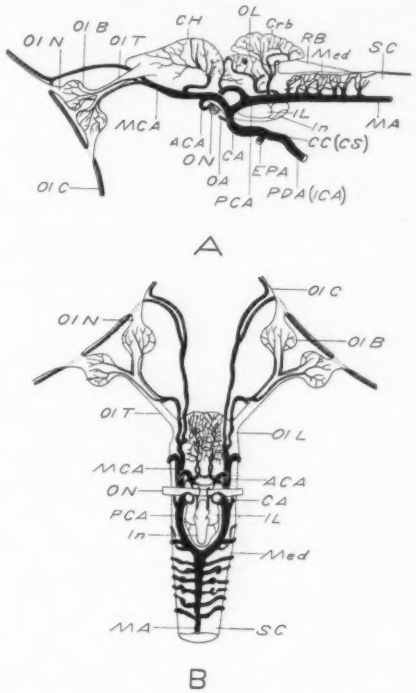


Fig. 23. Cerebral arteries, *Galeus glaucus*. A, lateral aspect. B, ventral aspect. *ACA* anterior cerebral artery; *CA* cerebral artery; *CC* carotid crossing; *CH* cerebral hemisphere; *Crb* cerebellum; *CS* cephalic sinus; *EPA* efferent pseudobranchial artery; *ICA* internal carotid artery; *IL* inferior lobe; *In* infundibulum; *MA* myelonal artery; *MCA* middle cerebral artery; *Med* medulla; *OA* optic artery; *OL* optic lobe; *OlB* olfactory bulb; *OlC* olfactory cup; *OlL* olfactory lobe; *OlN* olfactory nerve; *OlT* olfactory tract; *ON* optic nerve; *PCA* posterior cerebral artery; *PDA* paired dorsal aorta; *RB* restiform body; *SC* spinal cord.

VOL. 11 1930

cerebral and aorta has been lost, but no such disposition occurs in any known shark. The caudal division of the cerebral artery is the

POSTERIOR CEREBRAL ARTERY — T. J. Parker, Allen, Allis, Daniel.

Arteria cerebrale posteriore — Carazzi.
Arteria profunda cerebri — Hyrtl.
Posterior communicating artery — Kingsley.

Figs. 19—23; *PCA*.

This vessel passes backward around the inferior lobes, converging mesially to meet its mate immediately in their rear. In Selache and Squatina (Carazzi) they diverge again at once and continue separate and parallel for a short course, only to fuse a second time. This is a specialized condition, as in most species the two posterior cerebrals are united throughout their postinfundibular extent. The resulting common trunk is the

MYELONAL ARTERY — T. J. Parker, Allen.

Arteria midollare — Carazzi.
Arteria basilaris plus a. spinalis — Daniel.
Arteria spinalis inferior — Hyrtl.
Basilar artery — Kingsley.

Figs. 19, 20, 23; *MA*.

A small but important artery, this vessel courses throughout the length of the spinal cord, whose tissues it supplies. Too slender at its origin to continue far unaided, it is built up segmentally by the ventral rami of the vertebrospinal branches of the segmentals. On the undersurface of the medulla the myelonal artery receives a severe initial loss in calibre by delivering a number of large twigs to this part of the brain (fig. 23 B). The term myelonal has been frequently applied to a pair of relatively large vessels which arise from the united trunk of the first and second efferent branchials in rays (Hyrtl, 1858) and join the true myelonal. But this section of the efferent branchials in question represents paired dorsal aorta and the so-called myelonals are actually segmentals and should so be designated.

The forward branch of the cerebral artery (fig. 23) arches up over the optic nerve of its side and attains the ventro-lateral border of the telencephalon. Here it divides in two, the smaller vessel being the

ANTERIOR CEREBRAL ARTERY — Daniel.

Arteria cerebrale anteriore, ramo esterno — Carazzi.
Anterior cerebral artery (in part) — T. J. Parker, Allen.
Inner cerebral artery — Kingsley.

Figs. 21—23; *ACA*.

Leaving the main stem in a ventro-mesial curve (fig. 23) this artery usually then unites with its mate of the opposite side by an anastomotic branch, and continues forward on the ventral surface of the telencephalon. Here it may take the form of (1) a well defined and individual arterial stem and twigs, which may then run up the sides of the forebrain, as in Squalus; (2) numerous longitudinal strands, Centracion; or (3) it may break up into a complicated network, as in Galeus (fig. 23 B). The further continuation of the larger and main trunk at the side of the telencephalon is the

MIDDLE CEREBRAL ARTERY — Kingsley, Daniel.

Arteria cerebrale anteriore, ramo interno — Carazzi.
Anterior cerebral artery (in part) — T. J. Parker, Allen.

Figs. 19, 20, 22, 23; *MCA*.

VOL. 11 1930

Passing along on the forebrain, to which it sends no collaterals, this artery is destined to supply the olfactory organ. HOFMANN (1900), in an admirable comparative work on the cerebral arteries of the vertebrate series, and figuring Squalus and Raja for elasmobranch types, pointed out that certain branches of the middle cerebral run only to the olfactory cup, while others go exclusively to the olfactory tract, bulb, and nerve. This separation of terminus into two groups of structures is very well marked in Galeus (fig. 23), and is described by CARAZZI in Catulus, Squatina, and Selache. In the last named there is no definite middle cerebral artery, but instead there are nine equal and slender strands, eight of which go to the olfactory cup and only one to the bulb.

Superficially, this artery appears as the anterior division of the cerebrals, but careful examination (as fig. 23 A) will show that it is actually the middle of three. It is, however, the real continuation of the paired dorsal aorta. ALLIS (1914) found a small artery in Galeorhinus which arose from the paired aorta at the point where the optic came off. It ran forward between the cartilage and the lining membrane of the cranial cavity, and upon reaching the foramen olfactorium fell into a larger vessel, the division of the middle cerebral which goes to the olfactory cup. He says (p. 642), "This small artery would thus seem to represent the persisting anterior portion of the primary lateral dorsal aorta." But why so? And where is this vessel in other and in more primitive sharks? And what is wrong with the identity of the middle cerebral itself as the paired aorta? It seems that an excellent opportunity has here been overlooked to establish this tiny artery as the vestige of a pre-pre-pre-mandibular aortic arch, once connected with the gill of the nose!

That portion of the middle cerebral which may be identified as the direct continuation of the paired aorta is that vessel which courses straight

out along the side of the brain, without giving off any branches, and ending in the mucosa of the olfactory cup. Thus the dorsal aorta extends entirely throughout the body from anterior tip to posterior tip. The cerebral section, however, is a secondary cephalic addition, developing at a relatively late date in the embryo, as may be reviewed in figs. 7—9. It does not then possess the phylogenetic significance of the older portions of the aorta but has been produced in response to the ever growing demands of the brain and its outlying extensions, — olfactory bulb and retina of eye. Physiologically, the process of forming a cerebral artery, with its several divisions and many ramifications, is equivalent to that calling for the elaboration of a muscular ramus, such as the dorsal lateral artery, the external carotid, or the coronaries. Cyclostomes explain the true state of affairs, where the paired aorta courses past the brain, which it supplies with twigs, and does not terminate until attainment of that most cephalic structure, the mucous lining of the nasal sac. In sharks the paired aorta provides the brain with a few large dendritic stems instead of with many small twigs. The anterior cerebral is one of the larger and more constant of these main stems.

ALLEN (1905) describes and names the finer divisions of the cephalic trunks, and REX (1891) gives beautiful figures and complete descriptions of the cerebral veins in sharks.

CIRCLE OF WILLIS.

Union by anastomosis of the pair of anterior cerebrals ahead of the optic chiasma and infundibulum, and mesal fusion of the posterior cerebrals behind these structures, forms a complete arterial loop known as the circle of WILLIS. There are thus two such rings in the carotid region of sharks, the larger posterior circulus cephalicus and the smaller anterior circle of WILLIS. Both are of purely descriptive interest and without any phylogenetic significance.

SUMMARY.

1. An attempt is made to trace the complete history and present day variation in all arterial vessels occurring in the head of sharks, as a basis for a better understanding in this as well as in higher vertebrate groups.

2. Sharks inherited a fundamental ground plan of head arteries, consisting of a single ventral and paired dorsal trunk lines (aortæ), with aortic arch connectives, a secondary forward growth of the paired dorsal aortæ to supply nervous tissue (cerebral arteries), and a branch (external carotid) for muscular nutrition.

3. Amphioxus and Cyclostomes present such a fundamental plan, but the pictures secured through a study of shark embryos are far clearer, and each step is adequately outlined in proceeding from simple to complex.

4. A mastery of the types and significance of variations in this system is highly important for correct morphological interpretations. Those encountered in this study are listed and classified.

5. The primary aortic arches give rise directly to the bulk of head arteries and must be thoroughly understood. Condition of the branchials as found to-day depends upon their past history, which in turn relates to gill evolution. Arguments are presented denying the identity of the mouth as a fused pair of gill-clefts and also the occurrence of premandibular aortic arches or preoral gills.

6. The adult afferent branchial arteries are of primary embryonic derivation, the efferent branchials secondary, and the efferent collectors tertiary. The anterior efferent hyal collector is probably represented by the greater portion of the hyomandibular artery. The posterior hyal collector occupies a role of major importance, giving rise to the hyomandibular, afferent pseudobranchial, and efferent hyal, — in other words to all of the primary cephalic arteries save the paired aortæ.

7. The complex hypobranchial system of sharks is a new addition to the previous vascular design and arose in accord with demands upon this growing region for a more adequate arterial supply. All subsidiary vessels, including the coronaries, are morphological extensions of either lateral or median hypobranchials.

8. There are no such vessels in actual fact as the common carotid and internal carotid of usual descriptions, though the latter term may be retained for convenience in designating that part of the paired dorsal aorta which lies cephalad of the efferent hyal increment.

9. The so-called posterior carotid is the efferent hyal; the vessel usually termed efferent hyal is the paired dorsal aorta; the pseudobranchial is the afferent artery of the spiracular retia and is developed from the most anterior member of the series of intermediate branchial commissures; the ramus anastomoticus or anterior carotid is the efferent pseudobranchial and represents the upper half of the primary mandibular aortic arch.

10. The external carotid is probably the dorsal nutrient branchial artery of the hyoid arch, and the optic and ophthalmic also modified nutrients.

11. No such vessel exists as the unpaired head aorta of Hyrtl. His carotid crossing is the reduced but persistent embryonic cephalic sinus.

12. Morphology of the head arteries is intelligible upon a developmental basis alone. The establishing of homologies by the comparative anatomy method, unaided by a thorough knowledge of embryology, is useless and has led time and again to wholly erroneous conceptions.

VOL. 11 1930

METHOD.

The writer employed only the injection method, using a starch mass coloured with chrome yellow, which contrasts with selachian tissues to a higher degree than any other tint. The head arteries were filled from the caudal artery, using a penial syringe (fig. 24) that has (1) a conical soft rubber nipple, (2) a spherical soft rubber compression bulb instead of a plunger, and (3) a glass barrel of medium to large size. After trying various types, this syringe was found to yield by far the most satisfactory results, and in the belief that its employment is new to injection technique, the method is briefly summarized:

Fig. 24. Type of syringe recommended for injecting.

1. As is customary in preparing sharks for injection, partly transect the tail and hang the specimen up to drain, meanwhile cutting a wooden plug for the hæmal canal.

2. Expose the abdominal cavity, spreading out the viscera, and shave off sufficient cartilage from the interorbital region of the top of the head so that the brain may be seen.

3. With the head of the shark braced against some solid object, or the animal held by an assistant, inject through the caudal artery. The barrel of the syringe is held between the third and fourth fingers of the right hand, the bulb resting in the hollow of the palm, and the nipple pressed tightly into the artery. Exert a slow and steady pressure with the base of the right thumb, and if properly done it will be found that not a single drop of the injection mass escapes from around the nipple. Control by observing the steady creep of the solution along the vessels of the mesenteries and viscera. When the smallest cerebral, gastric, and intestinal arterioles have been filled, the operation is successfully completed.

4. Release the shark with the left hand while still holding the syringe firmly in place, and take up the wooden plug. Slide the plug down along the nipple and thrust it into the entire cavity of the hæmal canal, compressing the nipple, which may be withdrawn as the plug replaces it. Drive the plug in tightly. If carefully done, this exchange may be effected without the loss of any starch mass, and hence this method presents the cleanest possible manner of injection. Lastly, the syringe advocated is taken apart and cleaned with the greatest ease, and there are no parts which can corrode.

Hyrtl (1872) filled the head arteries from the cœliac, and Parker (1886) injected a plaster of Paris mixture into the ventral gastric artery. Osborn (1885) devised an excellent system for the complete injection of all blood vessels, filling any branch of the cœliac with a gelatin and Prussian blue mass, and with the canula still in place, following this with vermillion

plaster of Paris. The gelatin was driven into the veins, while the plaster was held up by the capillaries and restricted to arteries, thus differentially colouring both arteries and veins at a single operation. PARKER stated that only in this way had he ever succeeded in filling the cerebral and myelonal veins.

Other methods of investigation have been frequently employed. PARKER supplemented his dissections with frozen sections, in which the relationship of vessels to their surroundings is often most clearly shown. ALLIS usually found it necessary to study uninjected preserved specimens, sometimes those of long standing, and he then chose ordinary ink, injecting the vessels with which he was especially concerned, repeating as the dissection progressed. He also studied the distribution of anterior arteries by means of serial cross sections, a procedure greatly inferior to the dissection method, and one open to grave errors of interpretation. The most modern technique of all is the preparation of stereoscopic X-ray plates, as given by GAMBLE and HITCHCOCK (1920) for Necturus. The vessels to be studied (arteries or veins) are injected with a suspension mixture of barium sulfate and the animal photographed in any aspect desired. Two exposures are made, shifting the position of the tube by two and one-half inches for the second one. The positive preparation, on glass, is a most beautiful object when viewed by transmitted light, such as that from an illuminated ground glass, and is very instructive as to the three-dimensional relations of the various vessels. This method, however, is designed to supplement rather than supplant dissection.

The writer followed several courses of procedure in making his dissections but could improve little on the general method of HYRTL. One specimen was explored entirely from the dorsum, but the removal of the vertebral column without injury to the aorta and segmentals is extremely difficult, and adds nothing to information gained by the far easier ventral approach. The best general plan is to prepare the efferent collectors of the gills of one side, then disclose the entire hypobranchial and coronary systems from the ventral. Transection of all the visceral arches at their lateral apices and appropriate cuts in the pectoral region will next allow the investigator to swing the pharyngeal floor to one side and to expose the roof of the mouth. This will permit a study of the efferent branchials and dorsal aorta from the ventral aspect, after which the preoral arteries must be carefully and separately traced by removing the chondrocranium from the top and one side. Needless to say, a binocular stereo-magnifier or a pair of binocular loups will be of utmost service.

VOL. 11 1930

LITERATURE CITED.

ALLEN, W. F., 1905, The Blood-Vascular System of the Loricati, the Mail-cheeked Fishes. Proc. Wash. Acad. Sci., *7*, pp. 27—157, 6 plts.

ALLIS, E. P., Jr., 1908, The Pseudobranchial and Carotid Arteries in the Gnathostome Fishes. Zool. Jahrb., Anat. Abt., *27*, pp. 103—134, 1 pl.

— 1911. 1, The pseudobranchial and carotid arteries in Polyodon spathula. Anat. Anz., *39*, pp. 257—262; 282—293, 1 pl.

— 1911. 2, The pseudobranchial and carotid arteries in Chlamydoselachus anguineus. Anat. Anz., *39*, pp. 511—519, 2 figs.

— 1912. 1, The pseudobranchial and carotid arteries in Esox, Salmo and Gadus, together with a description of the arteries in the Adult Amia. Anat. Anz., *41*, pp. 113—142, 6 figs.

— 1912. 2, The Branchial, Pseudobranchial and Carotid Arteries in Heptanchus (Notidanus) cinereus. Anat. Anz., *41*, pp. 478—492, 2 figs.

— 1912. 3, The Branchial, Pseudobranchial and Carotid Arteries in Raja radiata. Anat. Anz., *41*, pp. 579—589, 2 figs.

— 1912. 4, The Branchial, Pseudobranchial and Carotid Arteries in Chimæra (Hydrolagus) Colliei. Anat. Anz., *42*, pp. 10—18, 2 figs.

— 1914, The Pseudobranchial and Carotid Arteries in Ceratodus Forsteri. Anat. Anz., *46*, pp. 638—648.

— 1916, The so-called mandibular artery and the persisting remnant of the mandibular aortic arch in the adult selachian. Jour. Morph., *27*, pp. 99—118, 2 figs.

— 1923, The cranial anatomy of Chlamydoselachus anguineus. Acta Zool., *4*, pp. 123—222, 61 figs.

AYERS, H., 1889, The Morphology of the Carotids, based on a study of the Blood-vessels of Chlamydoselachus anguineus, Garman. Bull. Mus. Compr. Zool., *17*, pp. 191—223, 1 pl.

BALFOUR, F. M., 1878, A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. London. pp. 1—295, 9 plts., 9 figs.

BEER, G. R. DE, 1924, Studies on the Vertebrate Head. Part I. Fish. Quart. Jour. Micros. Sci., *68*, pp. 287—341, 42 figs.

BEMMELEN, J. F. VAN, 1886, Über vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitth. Zool. Stat. Neapel, *6*, pp. 165—184, 2 plts.

BOAS, J. E. V., 1887, Über die Arterienbogen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb., *13*, pp. 115—118, 1 pl.

CARAZZI, D., 1905. 1, Sulla circolazione arteriosa cardiaca ed esofagea dello Scyllium catulus. Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., *21*, pp. 1—20, 1 pl.

— 1905. 2, Sul sistema arterioso di Selache maxima e di altri Squalidi (Acanthias vulgaris, Mustelus vulgaris, Scyllium catulus, S. canicula, Squatina vulgaris). Anat. Anz., *26*, pp. 63—96, 124—134, 24 figs.

COLE, F. J., 1913, A Monograph on the general Morphology of the Myxinoid Fishes, based on a study of Myxine. Part IV. On some Peculiarities of the Afferent and Efferent Branchial Arteries of Myxine. Trans. Roy. Soc. Edinbr., *48*, pp. 215—230, 1 pl.

CORI, C. J., 1906, Das Blütgefässsystem des jungen Ammocoetes. Arb. Zool. Inst. Wien, *16*, pp. 217—312, 3 plts, 2 figs.

DANIEL, J. F., 1916, The Anatomy of Heptanchus maculatus. The Endoskeleton. Univ. Calif. Pub. Zool., *16*, pp. 349—370, 8 plts., 3 figs.

DANIEL, J. F., 1922, The Elasmobranch Fishes. Berkeley, Calif., pp. I—XII, 1—334; 260 figs.

DEAN, B., 1895, Fishes, living and fossil; an outline of their forms and probable relationships. Col. Univ. Biol. Ser., *3*, N. Y., pp. I—XIV, 1—300; 344 figs.

— A Bibliography of Fishes, enlarged and edited by Chas. R. Eastman. 3 vols. I, 1916, Author's Titles, A—K; II, 1917, same, L—Z; III, 1923, Indices. Amer. Mus. Nat. Hist., N. Y.

DENISSENKO, G., 1880, Mittheilung über die Gefässe der Netzhaut der Fische. Arch. Mikr. Anat., *18*, pp. 480—485, 1 fig.

DOHRN, A., 1882—1906, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. Zool. Stat. Neapel.

IV, 1884, Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier. *5*, pp. 102—151, 5 plts.

VII, 1886, Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kiefer-Apparates der Selachier. *6*, pp. 1—48, 4 plts.

XI, 1887, Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. *7*, pp. 128—176, 4 plts.

XV, 1890—1, Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. *9*, pp. 330—434, *2* plts.

FERGUSON, J. S., 1911, The Anatomy of the Thyroid Gland of Elasmobranchs, with remarks upon the hypobranchial circulation in these fishes. Am. Jour. Anat., *11*, pp. 151—210, 20 figs.

FRORIEP, A., 1906, Die Entwickelung des Auges der Wirbeltiere. In: Handb. vergl. exp. Entwickelungslehre der Wirbelt., O. Hertwig, *2*, Teil 2, pp. 139—266, figs. 146—244.

GAMBLE, D. L., and HITCHCOCK, R. O., 1920, The Use of Stereoscopic Roentgenograms in Studying the Circulatory System of Vertebrates. Anat. Rec., *18*, pp. 125—139, 2 plts., 2 figs.

GARMAN, S. W., 1913, The Plagiostomia. Mem. Mus. Compr. Zool., *36*, text and plates separate.

GOODEY, T. A., 1910, A Contribution to the Skeletal Anatomy of the Frilled Shark, Chlamydoselachus anguineus Gar. Proc. Zool. Soc. London, pp. 540—571, 5 plts.

GOODRICH, E. S., 1919, On the Development of the Segments of the Head in Scyllium. Quart. Jour. Micros. Sci., *63*, pp. 1—30, 2 plts., 1 fig.

GREGORY, W. K., 1904, The relations of the anterior visceral arches to the chondrocranium. Biol. Bull. Woods Holl, *7*, pp. 55—69, 1 pl., 1 fig.

HAWKES, O. A. M., 1906, The presence of a vestigial sixth branchial arch in the Heterodontidæ. Jour. Anat. Physiol. London, *40*, pp. 81—84, 2 figs.

— 1907, On the Abdominal Viscera and a Vestigial Seventh Branchial Arch in Chlamydoselachus. Proc. Zool. Soc. London, pp. 471—478, 2 figs.

HERDMAN, W. A., 1904, Ascidians and Amphioxus. In: Cambr. Nat. Hist., *7*, London, pp. 33—138, figs. 15—90.

HOCHSTETTER, F., 1906, Die Entwickelung des Blutgefässsystems (des Herzens nebst Herzbeutel und Zwerchfell, der Blut- und Lymphgefässe, der Lymphdrüsen und der Milz in der Reihe der Wirbeltiere). In: Handb. vergl. exp. Entwickelungslehre der Wirbelt., O. Hertwig, *3*, Teil 2, pp. 21—166, figs. 8—177.

HOFMANN, M., 1900, Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertebraten. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., *2*, pp. 247—322, 4 plts., 7 figs.

HYRTL, C. J., 1858, Das arterielle Gefässsystem der Rochen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, *15*, pp. 1—36, 5 plts.

VOL. 11 1930

HYRTL, C. J., 1872, Die Kopfarterien der Haifische. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, *32*, 1. Abth., pp. 263—275, 3 plts.

JACKSON, C. M., 1901, An investigation of the vascular system of Bdellostoma dombeyi. Jour. Cincin. Soc. Nat. Hist., *20*, pp. 13—48, 3 plts, 3 figs.

KINGSLEY, J. S., 1907, The Dogfish (Acanthias) an Elasmobranch. Guides for Vertebrate Dissection. N. Y., pp. I—VI, 1—32.

— 1908, Text Book of Vertebrate Zoology. N. Y., pp. I—X, 1—449; 406 figs.

MARSHALL, A. M., 1879, The Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ. Quart. Jour. Micros. Sci., *19*, pp. 300—340, 2 plts.

MOLLIER, S., 1906, Die Entwickelung der Gefässe im Embryo. In: Handb. vergl. exp. Entwickelungslehre der Wirbelt., O. Hertwig, *1*, Teil 1, pp. 1261—1272, figs. 907—918.

MÜLLER, J., 1839, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. IV. Ueber das Gefässsystem. Abh. Akad. Wiss. Berlin, pp. 175—304.

— and HENLE, J., 1841, Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Berlin. 60 plts.

OSBORN, H. F., 1885, A Simple Method of Injecting the Arteries and Veins in Small Animals. Am. Nat., *19*, pp. 920—921, 1 fig. Also: Jour. Roy. Micros. Soc., *5*, 1885, pp. 1093—1094, 1 fig.

PARKER, G. H., and DAVIS, F. K., 1899, The Coronary vessels in the hearts of Fishes. Science, n. s. *9*, p. 315.

— 1901, The Blood Vessels of the Heart in Carcharias, Raja, and Amia. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist., *29*, pp. 163—178, 3 plts.

PARKER, T. J., 1886, On the Blood-Vessels of Mustelus Antarcticus: a Contribution to the Morphology of the Vascular System in the Vertebrata. Phil. Trans. Roy. Soc. London, *177*, pp. 685—732, 5 plts., 2 figs.

PAVESI, P., 1874, Contribuzione alla storia naturale del genere Selache. Ann. Mus. Civ. St. nat. Genova, *6*, pp. 5—72, 3 plts.

PITZORNO, M., 1905, Richerche de Morfologia Comparata sopra le Arterie Succlavia ed Ascellare. Selaci. Monit. Zool. Ital., Firenze, *16*, pp. 94—103, 3 figs.

PLATT, J. B., 1891.1, A contribution to the morphology of the Vertebrate head, based on a study of Acanthias vulgaris. Jour. Morph., *5*, pp. 79—112, 3 plts.

— 1891. 2, Further Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Anat. Anz., *6*, pp. 251—265, 15 figs.

RAFFAELE, F., 1892, Richerche sullo svilluppo del sistema vascolare nei Selacei. Mitth. Zool. Stat. Neapel, *10*, pp. 441—479, 3 plts.

REX, H., 1891, Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Elasmobranchier. Morph. Jahrb., *17*, pp. 417—466, 3 plts.

RIDEWOOD, W. G., 1896, On the Spiracle and Associated Structures in Elasmobranch Fishes. Anat. Anz., *11*, pp. 425—433, 2 figs.

— 1899, On the Relations of the Efferent Branchial Blood-vessels to the "Circulus Cephalicus" in Teleostean Fishes. Proc. Zool. Soc. London, pp. 939—956, 3 plts.

RÜCKERT, J., 1888, Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachier-Embryonen. Biol. Centralbl., *8*, pp. 385—399; 417—430; 18 figs.

SCAMMON, R. P., 1911, Normal Plates of the Development of Squalus acanthias. Normentaf. z. Entwick. der Wirbelth., *12*, 4 plts., *26* figs.

STERZI, G., 1904, Die Blutgefässe des Rückenmarks. Untersuchungen über ihre vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Anat. Hefte, *24*, pp. 1—364, 4 plts., 37 figs.

STOCKARD, C. R., 1906, The development of the mouth and gills in Bdellostoma stouti. Amer. Jour. Anat., *5*, pp. 481—517, 36 figs.

TROIS, E. F., 1879, Sopra la singolare disposizione della carotide esterna nella Oxyrrhina (Lamna) Spallanzanii. Atti Istituto Venezia, ser. 5, *5*, pp. 257—262.

— 1882, Sopra una particolarità anatomica per la prima volta osservata nell'Alopecias vulpes. Atti Istituto Venezia, ser. 5, *8*, pp. 1361—1364.

VIRCHOW, H., 1890. 1, Ueber die Augengefässe der Selachier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefässen. Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abth., pp. 169—173.

— 1890. 2, Über die Spritzlochkieme der Selachier. Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abth., pp. 177—182.

WRIGHT, R. R., 1885, On the hyomandibular clefts and pseudobranchs of Lepidosteus and Amia. Jour. Anat. Physiol., *19*, pp. 476—499, 1 pl.

WYMAN, J., 1864, Observations on the development of Raja batis. Mem. Amer. Acad. Arts & Sci., *9*, pp. 37—44.

VOL. 11 1930

VOL
11
19

THE EFFECT OF HYPERTHYROIDISATION ON THE PLUMAGE OF CARNIVOROUS BIRDS

BY

A. BRALIS

With 12 figures in the text.

(Institute of Comparative Anatomy and Experimental Zoology of the Latvian University in Riga. Director: N. G. LEBEDINSKY.)

VOL. 11 1930

CONTENTS.

I. Introduction 263
II. Materials and Methods 265
III. Description of the experiments 269
1. Syrnium aluco No. 1 269
2. Syrnium aluco No. 2 271
3. Syrnium aluco No. 3 and No 4 274
4. Bubo bubo 276
5. Buteo buteo 279
6. Botaurus stellaris 280
IV. General results and theoretic conclusions 281
V. Summary 285

I. INTRODUCTION.

During the latter years a considerable amount of investigating work has been done on the influence of fresh thyroid gland and preparations of it on the growth and development of the feathers of birds. But all these researches with a few exceptions refer to granivorous birds, principally domestic fowls. The literature, however, on the influence of the thyroid gland on the organism of carnivorous birds is but very scanty. It is to contribute to the eludication of this question that the present investigations were undertaken.

As has been shown by the researches of B. M. ZAWADOWSKY (1925 a, b and 1926) and J. PODHRADSKY (1926) the hyperthyroidisation per os or per injectionem provokes in fowls a premature moulting and acts as a stimulant on the growth of feathers leading to a certain point to their depigmentation.

The minimum doses producing these phenomena were 1 to 2 gr. of a thyroid gland preparation in a single application, or 0,2 gr. daily during a prolonged feeding. The few specimens of carnivorous birds (two specimens of *Syrnium aluco* and one of *Tinnunculus cenchris*) on which B. ZAWADOWSKY (1926) experimented, received a single dose of 13 to 14 gr. of the thyroid gland preparation (*Syrnium aluco*) and 25 to 35 gr. of fresh gland (*Tinnunculus cenchris*). In my work I maintained the method of regular thyroidisation, i.e. every bird under experiment received regularly every day and during a certain period of time a fixed quantity of the thyroid gland preparation. As results from the works of B. ZAWADOWSKY and others this latter method is more effective as compared with the first, and this not only on the organism of granivorous but also of birds of mixed diet (Corvidæ). B. ZAWADOWSKY (1926) succeeded in receiving positive results only after employing the latter method.

Thyroidisation acts in the same stimulating way also on young birds wearing their juvenal plumage ("erstes Umrissgefieder" of B. BLANCKE, "plumage infantile" of PÉZARD, SAND and CARIDROIT, 1925).

Experimenting on young fowls of the races White-Leghorn and Brown-Leghorn B. HORNING and H. B. TORREY (1925) found that under the influence of thyroidisation an increased shedding of the "plumage infantile" takes place, and an acceleration of growth of the definitive feathers, the "plumage adulte" of PÉZARD, SAND and CARIDROIT (1925), or "zweites Umrissgefieder" of B. BLANCKE.

According to J. C. PARHON and C. PARHON fils (1924) the exstirpation of the thyroid gland produces in young geese a retarding influence on the formation of definitive feathers, the "plumage adulte", and in consequence the thyroid gland acted here also in a stimulating way on the formation of the said feathers.

In his experiments on chickens covered with down only (all previous experiments were carried on with birds in their juvenile plumage only) J. KRIŽENECKY (1926) found that thyroidisation acts stimulating also on the "plumage infantile". An exception made only the chickens on the partridge-plumed Italian race, on which thyroidisation was not influential. J. KRIŽENECKY explains this latter fact as resulting from the fastness of feathering and is of the opinion that thyroidisation cannot be of any influence at a maximal fastness of feathergrowth. The fastness of feathering is a property peculiar to certain varieties of birds, and, as has been shown by B. C. WARREN (1925), is inherited, slow feathering dominating over fast.

It must be pointed out, however, that thyroidisation does not in all cases act as a stimulant on the growth and development of bird-feathers. Thus, as has been observed by J. C. PARHON and C. PARHON (1923), feeding young ducks with thyroidine had a retarding influence on the formation of

definitive feathers. Thyroidisation does not influence also the regeneration of extracted feathers, as described by J. Križenecky, M. Hevalonnyj and J. Petrov (1927).

The latter facts are so to say transitory between the stimulating influence of the thyroid gland on the organism of granivorous and the inferior efficiency of this gland on carnivorous birds.

I wish to express here my sincerest thanks to Prof. Dr. N. G. Lebedinsky for his amiable advises during the work.

II. MATERIALS AND METHODS.

As experimenting material served representatives of the families Strigidæ (*Syrnium aluco, Bubo bubo*), Falconidæ (*Buteo buteo*) and *Ardeidæ* (*Botaurus stellaris*). Each specimen under observation was placed into a large volery 2 m. high, 2,5 m. long and 1 m. wide, and owing to the spaciousness of it the bird was comparatively at ease. The food consisted of fresh meat and mice.

Every morning all shed feathers were collected and weighed. A regular collecting and weighing of the shed feathers was made also before the beginning of the thyroidisation. During a certain period of time the birds received daily per os a pulverised preparation of the thyroid gland, prepared by the chemical laboratory of G. Grübler at Lipsic. As has been mentioned above the action of the preparation on the organism of birds used after the method of regular thyroidisation is stronger when compared with the method of a single dose of thyroid gland.

The maximal daily dose of the preparation thyreoidea sicc. used in the experiments was 15 gr., the minimal 0,25 gr. The dose of 15 gr. could not be increased for the reason that it was impossible to mix with the food a larger quantity of this exceedingly light dried and pulverised preparation. Fearing to give large doses from the beginning, they were gradually increased. In cases when the birds began to show signs of a toxic effect due to the preparation, the doses were for some days diminished or entirely suspended.

The particulars and results of the feeding are shown on table I.

VOL. 11 1930

A. BRALIS

Table I.

Species	Duration of experiment	Doses of preparation		Time of moulting	Notes
		daily (gr.)	every other day (gr.)		
Syrnium aluco No. 1.	February 28	—	0,25	4 April — 25 June	died 26 June
	March 1—5	—	0,25		
	6—9	0,25			
	10	—			
	11—12	0,25			
	13—16	0,5			
	17	—			
	18—19	0,5			
	20—21	1,5			
	22—25	—			
	26—28	0,75			
	29	—			
	30	0,75			
	31	0,5			
	April 1—6	0,5			
	7	—			
	8—13	0,5			
	14	—			
	15—18	0,75			
	19	—			
	20	0,75			
	21	—			
	22—27	1,0			
	28	—			
	29—30	1,0			
	May 1	—			
	2—4	1,0			
	5	—			
	6—8	1,0			
	9	—			
	10	1,0			
	11—29	—			
	30—31	0,5			

Table I (continuation).

Species	Duration of experiment	Doses of preparation		Time of moulting	Notes
		daily (gr.)	every other day (gr.)		
Syrnium aluco No. 1.	June				
	1	—			
	2	0,5			
	3—4	—			
	5	0,5			
	6	—			
	7—8	0,5			
	9	—			
	10	0,5			
	11	—			
	12—14	0,5			
	15—25	—			
Syrnium aluco No. 2.	May				
	30—31	1,0			
	June				
	1	1,0			
	2	—			
	3—8	1,0			
	9	—			
	10—11	1,0		3 June — 19 June	
	12—14	1,5			
	15—16	—			died 20 June
	17—18	2,0			
	19	2,5			
Bubo bubo	May			18 May — 25 July	
	18—27	1,5			
	28—29	—			chloroformed 28 October
	30—31	1,5			
	June				
	1	1,5			
	2	—			
	3—6	2,0			
	7—8	2,5			
	9	—			
	10—11	2,5			
	12—14	3,5			

VOL. 11 1930

Table I (continuation).

Species	Duration of experiment	Doses of preparation		Time of moulting	Notes
		daily (gr.)	every other day (gr.)		
Bubo bubo	June				
	15—16	—			
	17	4,0			
	18—20	5,0			
	21—30	—			
	July				
	1—13	3,0			
	14—23	—			
	24—25	4,0			
	26—27	—			
	28—31	4,0			
	August				
	1—6	4,0			
	7—16	—			
	17—31	5,0			
	September				
	1—10	—			
	11—20	1,5			
	21—25	—			
	26—30	2,0			
	October				
	1—5	2,5			
	6—15	—			
	16—20	10			
	21—30	—			
Buteo buteo	August			no moulting	set free 24 October
	11—21	1,0			
	22—31	—			
	September				
	1—10	5,0			
	11—20	—			
	21—30	10			
	October				
	1—5	—			
	6—8	15			
	9—20	—			

Table I (continuation).

Species	Duration of experiment	Doses of preparation		Time of moulting	Notes
		daily (gr.)	every other day (gr.)		
Botaurus stellaris . .	February			no moulting	died 23 March
	28		0,25		
	March				
	1—5		0,25		
	6—9	0,25			
	10	—			
	11—12	0,25			
	13—19	0,5			
	20—21	1,5			
Syrnium aluco No. 3	July			no moulting	died 6 August
	16—25	—	0,5		
	26—31	0,5			
	August				
	1—4	0,5			
Syrnium aluco No. 4.	August			no moulting	experiment terminated 14 October
	11—15	0,5			
	16—25	—			
	26—31	0,5			
	September				
	1—8	0,5			
	9—16	—			
	17—30	1,0			
	October				
	1—4	1,0			
	5	—			
	6—12	1,0			
	13	—			
	14	1,0			

III. DESCRIPTION OF THE EXPERIMENTS.

1. Syrnium aluco No. 1.

The experiment was begun on the 28. II. 1929 and ended on the 25. VI. of the same year. From the beginning up to the 10. V., i.e. during 72 days the bird was under an almost uninterrupted influence of thyroidisation. As shown on table I the bird under experiment received during the first six days

VOL. 11 1930

0,25 gr. of the preparation every other day, then the same dose daily, and afterwards the dose was augmented first to 1,0 gr. a day and on the 20. and 21. III. to 1,5 gr.

This latter dose had a bad effect on the bird, which became irritable and lost appetite, so that it was necessary to give it up. After an interruption of 4 days the thyroidisation was continued and the bird received from that time on daily 0,75 gr. of the preparation.

On the 26. VI. the bird died in convulsions. The section showed it to be a male. No depigmentation or any change in colour were observed (fig. 1). The weight was 350 gr. Feathers were shed continuously during the whole period of the thyroidisation. A short interruption in moulting is seen only in the curve of flag- and rudder-feathers (fig. 2). In general the feathers of

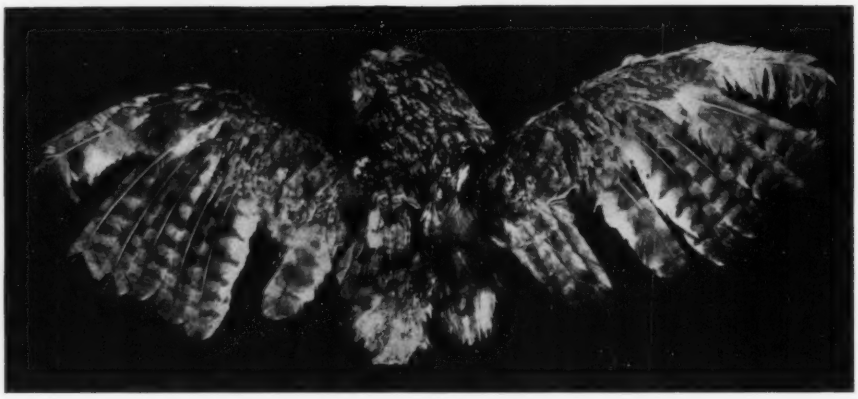


Fig. 1. *Syrnium aluco* No. 1 after the hyperthyroidisation.

this bird were very loose during the thyroidisation, and when touched some of them fell out. Before the experiment the bird was not shedding feathers. Between the 28. II. and the 3. IV. the feathers were not collected every day but for the whole time at once. Altogether the bird lost 1,12 gr. of feathers, viz. 0,82 gr. of tectrices and downs and 0,3 gr. of flag- and rudder-feathers. The general curve of feathers (fig. 3) shed from the 4. IV., can be divided after the three highest points (11. IV.—1,4 gr., 13. V.—2,82 gr. and 14. VI.—1,31 gr.) into two periods, viz.: the first from the 11. IV. to the 13. V., and the second from the 13. V. to the 14. VI. Every period can in its turn be subdivided into two half-periods, of which one may be called the half-period of decline, the other of rise. The duration of each period is 32 days.

The curve of tectrices and downs (fig. 4) can also be divided into two periods of a duration of 36 days, by three points (11. IV.—1,4 gr., 17. V.—1,192 gr. and 22. VI.—0,61 gr.) not to count, of course, the insignificant declinations between these points. As to the curve of flag- and rudder-feathers

(fig. 2) it must be pointed out that here the length of the periods is abbreviated as compared with those of the tectrices and downs, i.e. every period lasts only 16 and even less days.

In the replacement of shed feathers by new-growing ones the following peculiarity was observed. The new feather gradually dislodges the old one, remaining in touch with it, forming thus two feathers one placed on the top of the other and joined by their middles (fig. 5). Similar cases have been observed in young hyperthyroidised specimens of fowls changing their juvenal feathers for definitives, as has been described by HORNING (1925), or during the change of downs for juvenile feathers as recorded by KRIŽENECKY (1926) and observed by this author in chickens of the Plymouth-Rock race. The same was noticed by RICE, NIXTON and ROGERS (1908) in normal not hyperthyroidised specimens.

VOL. 11 1930

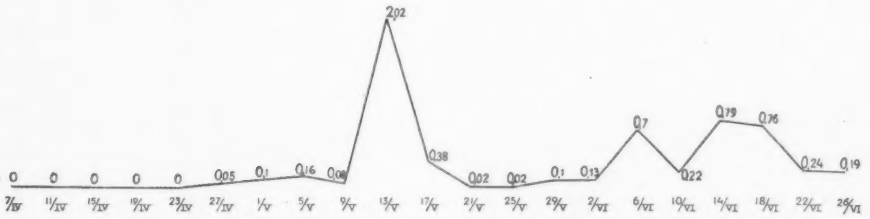


Fig. 2. *Syrnium aluco* No. 1. Flag- and rudder-feathers.

2. Syrnium aluco No. 2.

The thyroidisation of *Syrnium aluco* No. 2 (fig. 6) can be divided into three periods. The first lasted from the 30. V. to the 11. VI., the second from the 12. VI. to the 14. VI., and the third from the 17. VI. to the 18. VI. The bird received daily during the first period 1 gr. of the thyroid gland-preparation, during the second period 1,5 gr., and during the last period of 2 days 2 gr. A dropping of feathers before the thyroidisation was hardly noticed, and during the time between the 25. V. and the 30. V. only one rudder-feather was found. The tectrices and dawns began to fall out on the tenth day of thyroidisation, whereas shedding of flag- and rudder-feathers began already on the fifth day. In general the bird lost but few, to the greater part flag- and rudder-feathers. The curves (figs. 7, 8, 9) show that there can be recognised only one period for the whole time of thyroidisation (30. V.—19. VI.). It can be divided into the half-period of rise of the curve to the maximal hight on the 13. VI. (0,51, 0,63 and 1,14 gr.), and the half-period of decline from the maximal point towards the end of the period. The half-period of rise

Table II. SYRNIUM ALUCO No. I.

Date	Tectrices and downs in gr.	Flag- and rudder-feathers in gr.	Tectrices, downs + flag- and rudder-feathers in gr.	Thyreoidea sicc. per day in gr.
4 April	0,55	—	0,55	0,5
5 »	0,3	—	0,3	0,5
6 »	0,45	—	0,45	0,5
7 » . . .	not collected			—
8 »	0,7	—	0,7	0,5
9 »	0,3	—	0,3	0,5
10 »	0,2	—	0,2	0,5
11 »	0,2	—	0,2	0,5
12 »	0,14	—	0,14	0,5
13 »	0,15	—	0,15	0,5
14 »	not collected			—
15 »	0,24	—	0,24	0,75
16 »	0,15	—	0,15	0,75
17 »	0,15	—	0,15	0,75
18 »	—	—	—	0,75
19 »	0,04	—	0,04	—
20 »	0,1	—	0,1	0,75
21 »	not collected			—
22 »	0,1	—	0,1	1,0
23 »	0,04	—	0,04	1,0
24 »	0,05	—	0,05	1,0
25 »	0,05	—	0,05	1,0
26 »	0,15	—	0,15	1,0
27 »	0,05	0,05	0,1	1,0
28 »	not collected			—
29 »	0,27	0,1	0,37	1,0
30 »	0,25	—	0,25	1,0
1 May	not collected			—
2 »	0,35	—	0,35	1,0
3 »	0,22	0,08	0,3	1,0
4 »	0,2	0,08	0,28	1,0
5 »	not collected			—
6 »	0,35	0,04	0,39	1,0
7 »	0,17	0,04	0,21	1,0
8 »	0,19	—	0,19	1,0
9 »	not collected			—

Table II (continuation).

Date	Tectrices and downs in gr.	Flag- and rudder-feathers in gr.	Tectrices, downs + flag- and rudder-feathers in gr.	Thyreoidea sicc. per day in gr.
10 May . . .	0,2	0,8	1,0	1,0
11 » . . .	0,1	0,4	0,5	—
12 » . . .	not collected			—
13 » . . .	0,5	0,82	1,32	—
14 » . . .	0,4	0,32	0,72	—
15 » . . .	0,32	0,05	0,37	—
16—27 » . . .	2,84	0,08	2,92	—
28 » . . .	0,35	0,09	0,44	—
29 » . . .	0,2	—	0,2	—
30 » . . .	0,11	—	0,11	0,5
31 » . . .	0,14	0,05	0,19	0,5
1 June . . .	0,02	0,08	0,1	—
2 » . . .	—	—	—	0,5
3 » . . .	0,11	0,57	0,68	—
4 » . . .	0,03	—	0,03	—
5 » . . .	0,03	—	0,03	0,5
6 » . . .	0,05	0,13	0,18	—
7 » . . .	0,05	—	0,05	0,5
8 » . . .	0,1	—	0,1	0,5
9 » . . .	not collected			—
10 » . . .	0,09	0,22	0,31	0,5
11 » . . .	0,09	0,18	0,27	—
12 » . . .	0,2	—	0,2	0,5
13 » . . .	0,1	0,52	0,62	0,5
14 » . . .	0,16	0,09	0,25	0,5
15 » . . .	0,16	0,35	0,51	—
16 » . . .	not collected			—
17 » . . .	0,22	0,22	0,44	—
18 » . . .	0,06	0,19	0,25	—
19 » . . .	0,19	0,06	0,25	—
20 » . . .	0,16	0,07	0,23	—
21 » . . .	0,19	0,11	0,3	—
22 » . . .	0,07	—	0,07	—
23 » . . .	0,02	—	0,02	—
24 » . . .	not collected			—
25 » . . .	0,05	0,19	0,24	—

VOL. 11 1930

lasted 12 days, that of decline 6 days. All these curves are similar to each other.

No change in the coloration of the feathers was observed. The bird was a male weighing 415 gr.

Table III. SYRNIUM ALUCO No. 2.

Date	Tectrices and downs in gr.	Flag- and rudder-feathers in gr.	Tectrices, downs + flag- and rudder-feathers in gr.	Thyreoidea sicc. per day in gr.
30 May	—	—	—	1,0
31 »	—	—	—	1,0
1 June	—	—	—	1,0
2 »	—	—	—	—
3 »	—	0,1	0,1	1,0
4 »	—	0,1	0,1	1,0
5 »	—	—	—	1,0
6 »	—	—	—	1,0
7 »	—	0,1	0,1	1,0
8 »	0,04	—	0,04	1,0
9 »	not collected			—
10 »	0,11	0,4	0,51	1,0
11 »	0,1	0,3	0,4	1,0
12 »	0,14	0,15	0,29	1,5
13 »	0,27	0,18	0,45	1,5
14 »	0,15	0,18	0,33	1,5
15 »	0,1	0,12	0,22	—
16 »	not collected			—
17 »	0,12	0,03	0,15	2,0
18 »	0,02	—	0,02	2,0
19 »	0,12	—	0,12	2,5

3. Syrnium aluco No. 3 and No. 4.

Under experiment were two young owls, *Syrnium aluco* No. 3 and No. 4. Both were received on the 6. VII. 1929 and were in their juvenal feathering ("plumage infantile" of PÉZARD, SAND and CARIDROIT, 1925, "erstes Umrissgefieder" of BLANCKE), with exception of the flag- and rudder-feathers. *Syrnium aluco* No. 1 was under experiment only from the 16. VII. to the 4. VIII. The first 10 days the bird was given every other day 0,5 gr. of the thyroid gland-preparation, and the following 10 days the same dose daily.

After a lapse of 20 days it perished by accident, being wounded by *Syrnium aluco* No. 4, which had been temporarily been placed into the same cage. A loss of definitive feathers did not take place. The bird shed only its juvenal feathers which were gradually replaced by the definitive ones. Pigmental changes were not observed.

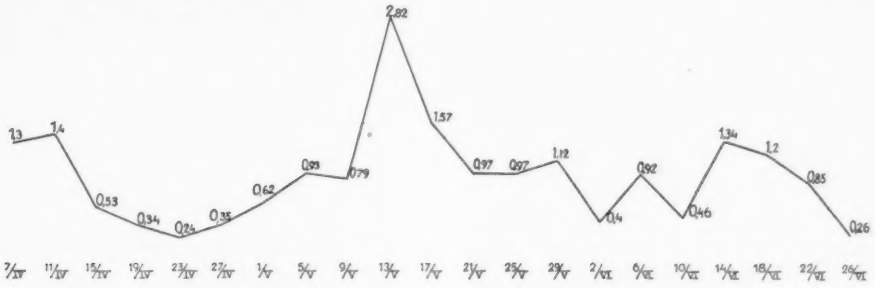


Fig. 3. *Syrnium aluco* No. 1. Tectrices, downs, flag- and rudder-feathers.

The period of the thyroidisation of *Syrnium aluco* No. 4 lasted from the 1. VIII. to the 14. X. In the beginning the bird was given 0,5 gr. of the preparation daily. After an interruption of 10 days the thyroidisation was renewed and during 14 days 0,5 gr. were given daily.

The last period of the thyroidisation was the most prolonged and the dose the most elevated. During 26 days the bird was given 1 gr. daily of the preparation. Subsequently the dose was not augmented, as a further increase would have resulted in the death of the object. In the preceding experiments *Syrnium aluco* No. 2 could stand doses exceeding 1 gr. for a very few days only. *Syrnium aluco* No. 1 likewise felt bad after a two-days treatment with 1,5 gr., so that it was necessary to interrupt the thyroidisation for several days.

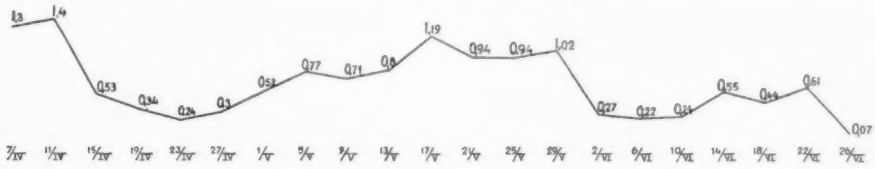


Fig. 4. *Syrnium aluco* No. 1. Tectrices and downs.

Evidently the maximal dose of dried gland is 1 gr. for this species of birds, and, of course, a prolonged treatment with this dose also produces a toxic effect. Thus towards the termination of the experiment the bird began to show signs of empoisonment, as loss of appetite, abatement of movableness etc.

No shedding of feathers took place and no pigmental changes were observed. It was found that (as has been observed also by J. Križenecky, 1926, in newly feathered fowls) thyroidisation does not evoke the shedding of new-grown definitive feathers in young owls.

VOL. 11 1930

4. Bubo bubo.

The entire period of the thyroidisation of the eagle-owl can be divided into two parts. The first comprises the period from the beginning of the treatment, i.e. from the 18. V. to the 31. VIII. inclusively, and is characterised by the dropping of feathers. The second embraces the period of repeated hyperthyroidisation when partly the previous, partly considerably increased doses of thyroid gland-preparation were given but which was not accompanied by drop of feathers. Despite of the increase of the doses up to 10 gr. per day and the use of the latter during 5 days, positive results could not be obtained.

During the first period the doses were increased gradually, beginning with 1,5 gr. to 5 gr. a day. At the outset, i.e. from the 28. V., the bird was given during 11 days a daily dose of 1,5 gr. of the preparation. Subsequently this dose was increased to 2, 2,5, 3,5, 4 and 5 gr. a day, each dose being given during 4 days.

In order to ascertain the influence on the bird of a given quantity of the thyroid gland-preparation, from June 20th, each period of thyroidisation was made to be followed by an interruption of 10 days. Thus the quantity of feathers dropped after the given portion of the preparation could be made out. The interruption lasting from the 21. VI. to the 30. VI. was followed by three periods of thyroidisation. From the 1. VII. to the 13. VII, i.e. during 13 days the bird was given 3 gr. daily, from the 28. VII. to the 6. VIII. 4 gr. every other day, and from the 17. VIII. to the 31. VIII. 5 gr. daily. Further, after a 10-days' interruption, i.e. on the 10. XI. begins the period of repeated hyperthyroidisation, during which the bird was given, beginning with the smallest dose and up to 10 gr. a day. As can be seen on table I, the bird received between the 11. IX. and the 20. IX. daily 1,5 gr., and from the 26. IX. to the 30. IX. 2 gr. respectively 2,5 gr. daily. During the last period, from the 16. X. to the 20. X. the eagle-owl was given the maximal dose of 10 gr. per day. No feathers were dropped, and during the entire period of hyperthyroidisation the bird did not loose a single feather. The shedding of feathers during the first period of thyroidisation is expressed by the curves on figs. 10, 11 and 12. A slight shedding of feathers was observed before the treatment with thyreoidea sicc., viz.: between the 10. V. and the 17. V. there were shed 0,41 gr. of tectrices and downs and 0,09 gr. flag- and rudder-feathers, in all 0,5 gr., which makes an average of 0,062 gr. per day. The dropping of feathers in this bird can be divided into two periods. In each the maximum is reached on the 21st day and followed by a decline attaining the minimum also on the 21st day, the whole period thus lasting 42 days.

The first period lasts from the 10. V. to the 21. VI., the second from the 21. VI. to the 2. VIII. Each period has two minimal and one maximal point of feather-dropping. In the first period it reaches the maximal point

on the 31. V. (7,3 gr. and 11,02 gr.); in the second on the 12. VII. (6,05 gr. and 6,6 gr.), i.e. after 42 days (figs. 10 and 11). The minima of the first period are on the 10. V. (0,051 gr. and 0,062 gr.) and on the 21. VI. (0,03 gr. and 0,08 gr.), of the second period on the 21. VI. and 2. VIII. (0). Here also the interval between each two points is 42 days. The curve of the flag- and rudder-feathers (fig. 12) is distinguished by the maximum points of feather-dropping falling not on the 31. V. and on the 12. VII., as indicates the general curve and that of the flag- and rudder-feathers, but on the 7. VI. (3,93 gr.) and on the 19. VII. (1,7 gr.). The interval between these points

Fig. 5. *Syrnium aluco* No. 1. The right wing, one feather placed on the top of the other and joined by its middle.

is also 42 days, but each half-period of the decline of the curve is 14 days, whereas the rising half-period is 28 days, i.e. the curve declines from the highest points on the 7. VI. (3,93 gr.) and on the 19. VII. (1,7 gr.), to the minimal points on the 21.VI. (0,05 gr.) and on the 2. VIII. (0) during 14 days. The half-period of the rise of the curve from the minimal points on the 10. V. (0,011 gr.) and on the 21. VI. (0,05 gr.), to the maximal points on the 7. VI. (3,93 gr.) and on the 19. VII. (1,7 gr.) is 28 days, not to count, of course, the small oscillations of the curve between the 21. VI. and the 5. VII.

It is remarkable that the dropping of feathers was at its maximum at the very beginning of the thyroidisation, when the smallest dose of the preparation was given, viz. 1,5 gr. daily. Subsequently the dropping declines in spite of the increase of the doses to 2, respectively 2,5, 3,3 and 5 gr. daily. At the dose of 5 gr. the dropping ceases altogether, later to increase again

VOL. 11 1930

A. BRALIS

Table IV. BUBO BUBO.

Date	Tectrices and downs in gr.	Flag- and rudder-feathers in gr.	Tectrices, downs + flag- and rudder-feathers in gr.	Thyreoidea sicc. per day in gr.
18—27 May . . .	2,9	1,4	4,3	1,5
28 » . . .	1,2	0,55	1,75	—
29 » . . .	1,85	1,0	2,85	—
30 » . . .	1,28	0,5	1,78	1,5
31 » . . .	2,1	1,25	3,35	1,5
1 June . . .	1,85	1,55	3,40	1,5
2 » . . .	not collected			—
3 » . . .	2,32	1,58	3,9	2,0
4 » . . .	0,55	0,4	0,95	2,0
5 » . . .	0,25	0,1	0,35	2,0
6 » . . .	0,2	0,3	0,5	2,0
7 » . . .	0,35	—	0,35	2,5
8 » . . .	0,2	0,2	0,4	2,5
9 » . . .	not collected			—
10 » . . .	0,2	—	0,2	2,5
11 » . . .	0,05	0,1	0,15	2,5
12 » . . .	0,01	—	0,01	3,5
13 » . . .	0,07	—	0,07	3,5
14 » . . .	0,02	—	0,02	3,5
15 » . . .	0,02	—	0,02	—
16 » . . .	not collected			—
17 » . . .	0,01	0,05	0,06	4,0
18 » . . .	—	—	—	5,0
19 » . . .	—	—	—	5,0
20 » . . .	—	—	—	5,0
21 » . . .	—	—	—	—
22 » . . .	—	—	—	—
23 » . . .	0,2	—	0,2	—
24 » . . .	not collected			—
25 » . . .	0,3	0,05	0,35	—
26 » . . .	0,15	—	0,15	—
27 » . . .	0,2	—	0,2	—
28 » . . .	0,1	0,25	0,35	—
29 » . . .	not collected			—
30 » . . .	0,1	—	0,1	—
1 July . . .	0,1	—	0,1	3,0

Table IV (continuation).

Date	Tectrices and downs in gr.	Flag- and rudder-feathers in gr.	Tectrices, downs + flag- and rudder-feathers in gr.	Thyreoidea sicc. per day in gr.
2 June	0,05	0,1	0,15	3,0
3 »	0,1	—	0,1	3,0
4 »	0,1	—	0,1	3,0
5 »	0,1	—	0,1	3,0
6 »	0,1	—	0,1	3,0
7 »	0,1	—	0,1	3,0
8 »	not collected			3,0
9 »	0,6	—	0,6	3,0
10 »	1,6	—	1,6	3,0
11 »	2,15	0,35	2,5	3,0
12 »	1,5	0,2	1,7	3,0
13 »	0,65	0,4	1,05	3,0
14 »	not collected			—
15 »	0,4	—	0,4	—
16 »	0,2	1,0	1,2	—
17 »	0,15	0,1	0,25	—
18 »	0,1	0,1	0,2	—
19 »	0,05	0,1	0,15	—
20 »	0,05	0,05	0,1	—
21 »	0,05	—	0,05	—
22 »	—	—	—	—
23 »	0,02	—	0,02	—
24 »	—	—	—	4,0
25 »	—	0,07	0,07	4,0

in spite of the cessation of the thyroidisation. At the dose of 3 gr. daily the dropping again reaches the maximum. The diminuation of the dropping coincidences in this case with the period of interruption of the thyroidisation between the 14. VII. and the 23. VII. The subsequent thyroidisation did in no way influence the shedding of feathers.

After the termination of the experiment the bird was chloroformed. Pigmental reactions were not observed. The bird was a male weighing 1,600 gr.

5. Buteo buteo.

The representative of the Falconid family was not in the least influenced by the thyroidisation despite of the gradual increase of the dose which went

VOL. 11 1930

up to 15 gr. a day. The bird felt evidently well, as no alterations in its conduct could be observed. A diminution of appetite was noticed only on the sixth day after a daily dose of 10 gr. The observations which began on the 11. VIII. and were terminated on the 20. X., can be divided into four periods of 10 days each, with exception of the last, which lasted only 3 days. During the first period the bird was given 1 gr., during the second 5 gr., during the third 10 gr., and during the fourth 15 gr. daily. The intervals between the said periods were 10 and 5 days. To raise the dose above 15 gr. was impracticable, as it proved impossible to mix more of the very light powder with the small daily ration of food, taken by the comparatively small bird.

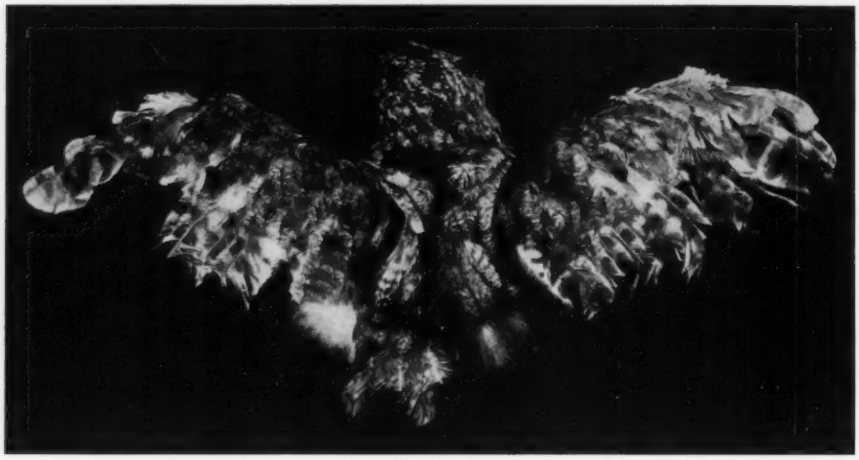


Fig. 6. *Syrnium aluco* No. 2 after the hyperthyroidisation.

In spite of the rather large dose of thyreoidea sicc. it was impossible to obtain a loss of feathers or any pigmental reactions.

After the termination of the experiment the bird was vigorous and enjoyed an excellent appetite, and without having to suffer from any noxious effects due to thyroidisation. It was therefore set free. Its weight was 360 gr.

6. Botaurus stellaris.

To the representative of the Ardeid family comparatively small doses of the thyroid gland-preparation proved to be toxic. Supportable to this bird were daily doses of 0,25 gr. and 0,5 gr. The augmentation of the dose to 1,5 gr. caused the death of the bird on the third day. It was under experiment 22 days only. During the first 6 days it was given 0,25 gr. every other day, and the following 6 days the same quantity daily. Beginning with the 13. III. the dose was raised to 0,5 gr. a day. There was no shedding of feathers at all.

During the entire time from the 28. II. to the 22. III. the bird did not loose a single feather, and neither did the pigmentation undergo any change. The weight of the bird was 370 gr.

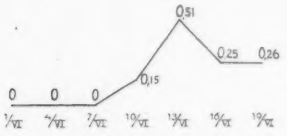


Fig. 7. *Syrnium aluco* No. 2. Tectrices and downs.

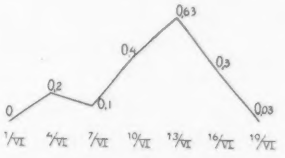


Fig. 8. *Syrnium aluco* No. 2. Flag- and rudder-feathers.

IV. GENERAL RESULTS AND THEORETIC CONCLUSIONS.

The experiments described above show that carnivorous birds are endowed with great resistibility towards thyroidisation, especially this comes true in *Buteo buteo*. Notwithstanding a rise of the daily dose to 15 gr. this bird remained in good health and did neither shed feathers, nor undergo any pigmental changes. In all probability this fact stands in relation with its faculty to feed occasionally and a prolonged time on carrion. KÖNIG, for instance, observed on Teneriffa that the buzzard—for want of rats and mice—became a true carrion-eater. *Bubo bubo* also withstood a prolonged regular thyroidisation in which the dose went up to 10 gr. daily. The shedding of feathers of this bird took place, as may be seen on table IV, only during the first period of treatment, i.e. from the 18. V. to the 25. VII., whereafter the shedding ceased and did not renew even after the raise of the dose to 10 gr. a day. The entire period of repeated hyperthyroidisation was characterised by the want of feather-shedding (table I). There arises the question how such a resistibility of the feathers might be explained in *Bubo bubo* during the repeated hyperthyroidisation. At that time the bird was given the same dose (1,5 gr.) of the preparation at which the maximal shedding took place during the first period of thyroidisation, and also a much increased dose, i.e. 10 gr. daily. It is possible that the first period coincided with the period of moulting, in favour of which presumption speaks the (though not copious) falling out of feathers before the beginning of thyroidisation. This possibility admitted, it still remains obscure why the loss of feathers had been so limited. But it is possible that here, as was the case with the two other representatives of the Strigid family—*Syrnium aluco* No. 1 and No. 2—the thyroidisation itself caused a, though insignificant, loss of feathers, which subsequently ceased, when the organism became used to it. The loss of feathers in this bird, as well as in *Syrnium aluco* No. 1 began with the tectrices and downs (tables II and IV). In *Syrnium aluco*

No. 2 (table III), however, it was characterised by the fact that the flag- and rudder-feathers were the first to fall out, not the tectrices and downs, as was the case with the two first-named birds. Of all birds under experiment the least resistibility against thyroidisation was found in *Botaurus stellaris* (weight 370 gr.).

It is of interest to compare the non-resistibility of this bird with the response to thyroidisation in *Buteo buteo* weighing 360 gr., to which latter bird even doses of 15 gr. were not toxic. Comparing the influence of 1 gr. of thyroidine given to adult fowls by B. ZAWADOWSKY and D. PODHRADSKY with the effect of 0,1 gr. supported by chickens in his own experiments, J. KRIŽENECKY (1926) comes to the conclusion that the toxic effect of this substance diminishes in proportion with the body-weight (and age) of the animal. J. KRIŽENECKY and B. ZAWADOWSKY in their experiments on fowls, take as a base 1 gr. of dried thyroid gland-preparation to 1 kg. of the body-weight of the animal. This proposition being applied to carnivorous birds, 1 gr. of the preparation ought to have acted on *Botaurus stellaris*, a bird somewhat heavier than *Buteo buteo*, in a similar way as in the latter, but this has not been the case.

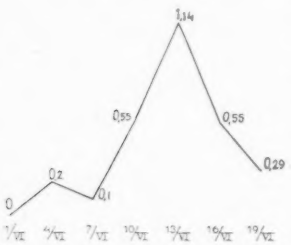


Fig. 9. *Syrnium aluco* No. 2. Tectrices, downs, flag- and rudder-feathers.

The question arises why *Botaurus stellaris* is less resistant to thyroidisation. Comparing the character of the food of both birds we see that *Botaurus stellaris* feeds in the main on live fishes and other small animals but never on carrion, as is the case with *Buteo buteo*. Possibly this circumstance is the cause of the above fact.

The resistibility to thyroidisation in carnivorous birds who, being themselves of comparatively small weight (even 360 gr.) can support without any noxious consequences doses of 10 gr. and even 15 gr. daily during 10, respectively 3 days. On the other hand the sensitiveness of granivorous birds who can support 1 gr. only to 1 kg. of their body-weight, induces to take a nearer view of the possible causes of the phenomenon.

The results of my experiments on carnivorous birds lead thus to the conclusion that there exists some dependence of the toxic properties of thyreoidea sicc. on the mode of nutrition of birds who can resist the toxic action of rather large doses during a prolonged time. Some light on this dependence is thrown, as I believe, by the works of B. ZAWADOWSKY and Z. PERELMUTTER (1926), E. KENDALL (1919), and B. ZAWADOWSKY and G. ASIMOV (1927).

ZAWADOWSKY and PERELMUTTER (1926) investigated the distribution of thyroxine in the different organs and tissues of hyperthyroidised fowls, and

VOL. 11 1930

also the time during which the thyroxine remains in the blood and tissues after a single application. This was atteined by implantation of tissues taken from hyperthyroidised fowls into the body-cavity of axolotls. The implanted tissues and organs called forth a more or less rapid metamorphosis of the animals into the amblystoma form, and it was found that the blood, liver and kidneys constitute a group of tissues having a straight and specific relation to the hormone of the thyroid gland. To the next group belong the brain, the pancreas gland and the milt. To the third group refer indifferent organs as the muscles, fat-tissue and thymus. Consequently the course of the blood, and such organs as are closely connected with it, as the liver and the kidneys, constitute the direct way of thyroxine when experimentally introduced into the organism. Thyroxine introduced per os into the alimentary canal of birds is retained by the liver, after having been absorbed from the small intestine into the blood and filtered by the liver with its portal system.

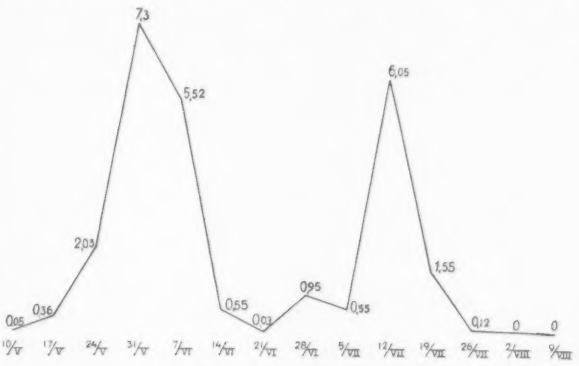


Fig. 10. *Bubo bubo*. Tectrices and downs.

In a further work of B. ZAWADOWSKY and G. ASIMOV (1927) on porpoises and dogs, the liver and kidneys are also pointed out as the principal ways of deliverance of the organism of mammalia from an excess of that hormone. The difference in relation to birds lies in the more rapid destruction of the hormone by the organism of mammals. Thus, for instance, material taken from these animals and implanted into the body-cavity of an axolotl does not produce any effect after an elapse of 24 hours, whereas taken from the blood of hyperthyroidised fowls the hormone is deposited in certain organs on the second and third day. When a porpoise is killed 3 to 5 hours after the thyroidisation the implanted liver acts more vigorously than the blood of that animal. After 5 hours the kidneys also acted in a positive sense.

From these experiments results that the hormone of the thyroid gland is first retained by the liver and after entering the blood gets into the kidneys. Comparing the observations of KENDALL, and ZAWADOWSKY and PERELMUTTER, one is led to conclude that the liver does not only play the part of a resorbing organ but also as the chief place of destruction of the thyroid gland-hormone. In general the liver plays an important part as to substances which can produce noxious action, making them harmless by changing them

chemically, i.e. by its so-called antitoxic function. There are many substances that are very poisonous when introduced into the blood or subcutaneously, and having no toxic effect when taken internally. This is explained by the antitoxic function of the liver. It retains in its tissues a number of poisonous metallic salts (copper, arsen etc.) and at the same time it lessens the poisonous effect of vegetable alkaloids (HEEGER and SCHIFF). Thus the toxic properties of nicotine manifest in a much lesser degree when taken internally than when applied subcutaneously. After H. ROGERS frogs whose liver had been removed could be poisoned by much smaller quantities of different drugs (atropine, strichnine, morphine, nicotine etc.) than normal frogs. In the same way does the liver make harmless animalic poisons. It is known that toxic substances are continuously produced in the organism. Many products of the intestinal putrefaction are also poisonous, for instance phenol, indol, scatol, which are turned by the liver into inoffensive salts of paired sulphuric acids and are excreted by the kidneys. Consequently the principal part in this defence of the organism against the action of different poisonous substances lies on the liver. It is, so to say, an inoffensive-making filtre between the intestine and the tissues.

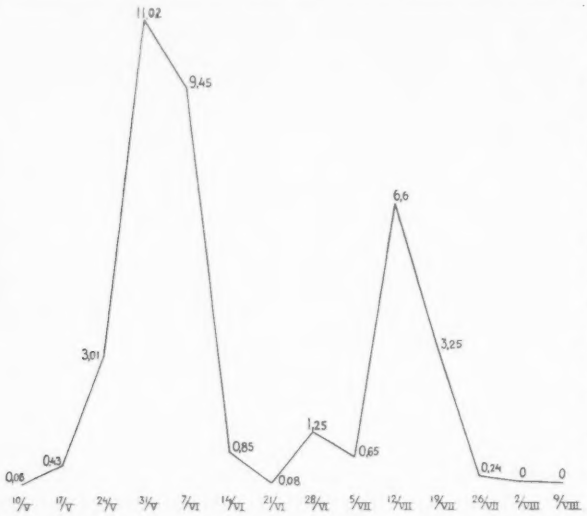


Fig. 11. *Bubo bubo.* Tectrices, downs, flag- and rudder-feathers.

The said defensive work of the liver is effectuated by its cells and the products of the re-making enter in a direct way into the blood course. But this is not all. The liver produces a series of products that are expelled in form of bile through a special system of ducts. KENDALL (1919), one of the above-cited authors, observed that thyroxine, introduced by injection into the organism of an animal at the quantity of 43 v. H. was excreted by the

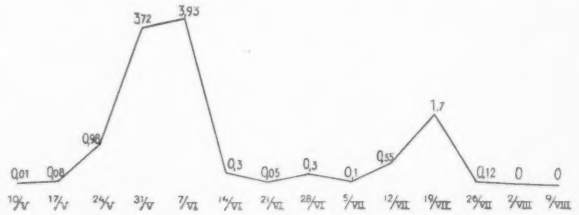


Fig. 12. *Bubo bubo.* Flag- and rudder-feathers.

bile 50 hours later. Most of the nitrogenous substances that can produce a noxious effect on the organism are formed in the body of animals feeding exclusively on albuminous matter. In the first line this may be said of animals feeding not only on fresh albuminous food but also on these substances in state of decomposition, as *Buteo buteo*. In this case it is evidently the liver that plays an important part in making harmless the poisons of albuminous substances. In all probability it is therefore the liver that being adapted to this protective function appears to be in our experiments the principal protector of the organism of carnivorous birds against the toxic action of large doses of thyroid gland-preparations.

V. SUMMARY.

I. In the present investigations were tried the effects on carnivorous birds of different doses of Thyreoidea sicc. (manufactured by the laboratory of G. GRÜBLER).

II. As results of the treatment the following was observed:
1. The endurance of the birds towards thyroidisation.
2. An insignificant feather-shedding in adult specimens of the Strigid family:
   a) Continuous feather-shedding during the whole time of thyroidisation (*Syrnium aluco* No. 1).
   b) Feather-shedding only at the beginning of the period of thyroidisation (*Bubo bubo*).
   c) Very insignificant loss of feathers beginning with the loss of flag- and rudder-feathers (*Syrnium aluco* No. 2).
3. Absence of feather-shedding in young owls (*Syrnium aluco* No. 3 and No. 4) newly covered with definitive feathers.
4. Absence of feather-shedding in *Buteo buteo* and *Botaurus stellaris*.
5. Absence of any pigmental changes in all the birds under experiment.

III. The largest dose of Thyreoidea sicc. could be endured by *Buteo buteo*, adapted to feed occasionally on carrion alone.

IV. The least endurance towards thyroidisation was shown by *Botaurus stellaris*.

V. It is possible that there is a certain interrelation between the mode of nutrition and the resistibility towards Thyreoidea, viz. carnivorous birds are in proportion to 1 kg. of live weight incomparably more enduring than granivorous birds, and *Buteo buteo*, often feeding on carrion, excels in this even over all other carnivorous birds.

Resistibility towards Thyreoidea sicc. on 1 kg. of body weight in carnivorous birds.

VOL. 11 1930

Table V.

Species	Weight of bird in gr.	Quantity of preparation on 1 kg. of body weight in gr.	Time of application of maximal doses		
			Daily dose in gr.	Days	One of maximal[1] doses given during the most prolonged time
Syrnium aluco No. 1.	350	2,9	1,5	2	1
			1	15	
» » No. 2.	415	2,4	2,5	1	1
			2	2	
			1,5	3	
			1	11	
Bubo bubo	1 600	3,1	10	5	5
			5	18	
Buteo buteo	360	27,8	15	3	10
			10	10	
Botaurus stellaris . .	370	1,4	1,5	2	0,5
			0,5	7	

VI. This resistibility of carnivorous birds is probably in relation with a general faculty of their liver to destroy noxious products of tissue-change, in particular during their digestive processes, when albuminous matter is decomposed in large quantities. In carrion feeders this faculty could be expected to be met with in the highest degree and this corresponds well with our experiences with the resistibility of *Buteo buteo*.

BIBLIOGRAPHY.

ABELIN. 1923. — Über das Verhalten der wirksamen Schilddrüsenstoffe im tierischen Organismus. Biochem. Zeitschr. 138.

— und SCHEINFINKEL. 1925. — Über das Verhalten der Schilddrüsenstoffe und des Dijodthyroxins im Organismus. Ergebn. d. Physiol. 24.

BLANCKE, B. 1921. — Das Grossgeflügel. I. Bd., Rassenkunde. 4. Aufl. Berlin, Pfenningstorff.

BREHM, A. 1911—1913. — Das Tierleben. 4. Aufl. von O. Zur-Strassen. Vögel. Bd. 1—4.

COLE, L. I. and REID, D. H. 1924. — The effect of feeding thyroid on the plumage of the fowl. Journ. of Agricult. Research., vol. 29, No. 6.

CREW, F. A. E. 1926. — A note on a case of peculiar surgical emphysema in the fowl. Veterinary Journ. 82, No. 9.

— 1925. — Regeneration of the Aged Fowl through thyroid Medication. Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh 45, III.

[1] The relative figures are calculated on base of this dose.

CREW, F. A. E., and HUXLEY, I. S., 1923. — The relation of internal secretion to reproduction and growth in the domestic fowl. I. Effect of Thyroid feeding on growth rate, feathering and egg-production. Veterin. Journ. 79, 343.

v. EISELBERG, 1895. — Wachstumstörungen bei Tieren nach frühzeitiger Schilddrüsenexstirpation. Archiv f. klinische Chir. Bd. 49.

GIACOMINI, E. 1922—1924. — Primi risultati della sommisistrazione di tiroide sperimentata nei polli. Rend. R. Accad. Scienze Ist. Bologna. Nota 1—4.

— 1924. — L'influenza della somministrazione della glandula tiroidea sullo sviluppe sul colorito e sull'aspetto dei piumaggio dei polli. Boll. de scienze med. 2.

— 1924. — Depigmentazione delle penne nei polli effetto della somministrazione di tiroide. Nuova annale dell'agricultura No. 3.

KENDALL, E. 1919. — The physiological action of thyroxin. Endocrinology 3.

KRIŽENECKY, J. 1926 a. — Über den Einfluss der Schilddrüse und der Thymus auf die Entwicklung des Gefieders bei den Hühnerkücken. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 107, H. 3.

— 1926 b. — The Importance of the Thyreoidea for the occurrence of so called intersexual forms in domestic animals. Bull. of the Czechoslovak Academy of Agriculture 2. No. 5—6.

— 1927. — Das Gefieder des Geflügels in seiner Abhängigkeit von den Drüsen mit innerer Sekretion. I Mitteilung. Archiv für Geflügelkunde, Jahrgang I, Heft 7. Berlin, Pfenningstorff.

— 1927. — The relation of the sexualtype in the poultry to the internal secretion. Bull. of the Czechoslovak Academy of Agriculture 3. No. 3.

— und PODHRADSKY, I. 1926. — Die Bedeutung der inneren Sekretion für die Bildung und Entwicklung der Federn beim Geflügel. Mitt. der Tschechoslowakischen Akademie d. Landwirtschaft. Jg. II, No. 1.

— — 1926. — Zur Frage der entwicklungsmechanisch-antagonistischen Wirkung der Thymus und der Thyreoidea. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 108, H. I.

— — 1927. — Über den Einfluss des Hyperthyreoidismus und des Hyperthymismus auf Reifung, Wachstum und Pigmentierung des Gefieders bei ausgewachsenen Hühnern. Ebenda, Bd. 112.

— und PETROV, J. 1926. Über die Bedeutung des antineuritischen (B) Vitamins für die Neubildung des Gefieders. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 213, H. 1—2, 5.

— — 1927. — Versuche über die Funktion der Thyreoidea und der Thymus bei Neubildung des ausgerupften Gefieders. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 112.

— und NEVALONNYJ, M. 1927. — Weitere Versuche über den Einfluss der Schilddrüse und der Thymus auf die Entwicklung des Gefieders bei den Hühnerkücken. Ebenda, Bd. 112.

LIPSCHÜTZ, A. 1924. — The internal secretion of the sex glands. Cambridge-Baltimore. W. Heffer et sons—Williams et Williams Comp.

NEVALONNYJ, M. 1927. — Untersuchungen über die Bedeutung der Schilddrüse und der Thymus bei Befiederung des Geflügels. Mitteilungen der Tschechoslowakischen Akademie d. Landwirtschaft, Jg. III, Nr. 3.

PARHON, C. J. et PARHON, C. FILS. 1923. — Recherches concernant l'influence du traitement thyreoïdien et ovarien sur le développement et l'aspect du plumage chez les oiseaux (Canards). Cpt. rend. des séances de la Soc. de Biol. 89, No. 26.

— — 1924. — Contribution à l'étude des suites de la thyreoïdectomie chez les jeunes

VOL. 11 1930

oiseaux. Ses effets sur la croissance et le développement du plumage. Infantilisme thyreoïdien experimental. C. R. Soc. Biol. 91, No 27.

PÉZARD, SAND et CARIDROIT, 1925. — L'évolution des potentialités chez la poulette. C. R. Soc. Biol. 92, No. 7.

— 1926. — Les hormones sexuelles et la gynandromorphisme chez les Gallinacés. Arch. de biol. 36.

PODHRADSKY, J., 1926. — Der Einfluss des Hyperthyreoidismus auf Wachstum und Pigmentation des Gefieders bei ausgewachsenen Hühnern. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 107, H. 3.

RICE, J. E., NIXTON, CL. and ROGERS, CL. A. 1908. — The Moulting of Fowls. Cornell University. Agricult. Exper. Station of the Coll. of Agric. Bull. No. 258. Ithaca, N.Y.

SIRNEV, P. J. 1924. — Der Einfluss der Schilddrüsenfütterung auf Hühner. Kasanski Medizinski Journal Nr. 6 (September).

TORREY, H. B. and HORNING, B. 1922. — Henfeathering induced in the male fowl by feeding thyroid. Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med. 19.

— 1925 a. — The effect of thyroid feeding on the moulting process and heather structure of the domestic fowl. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 49, No. 4.

— 1925 b. — Thyroid feeding and secondary sex characters in Rhode-Island red. chicks. Biol. B. Mar. Biol. Lab. 49, No. 5.

WARREN, B. C. 1925. — Inheritance of Rate of Feathering on Poultry. Journ. of Heredity 16, No. 1.

WHITAKER, H. D. 1924. — Moulting. Hens. Extension Service State-College of Washington. Poultry Extension. Circul. No. 22.

ZAWADOWSKY, B. M. 1925 a. — The effect of feeding fowls on thyroid gland. Endocrinology 9, No. 2.

— 1925 b. — The Effect of Single Doses of Thyroid Gland on Fowls. Endocrynology 9, No. 3.

— 1926. — Eine neue Gruppe der morphogenetischen Funktionen der Schilddrüse. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 107, H. 2.

— 1922—1923. — Über den Einfluss der Schilddrüsenfütterung auf Hühner. Ber. d. Kommunist. J. M. Sverdlov Universität, 1.

— und ROCHLIN, MARIE. 1927. — Über den Einfluss der experimentellen Hyperthyreodisierung auf verschiedene Vogelgattungen. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 109.

— und PERELMUTTER, Z. M., 1927. — Über das Schicksal des Thyroxins im Blute und in den Geweben der hyperthyreoidisierten Hühner. Ebenda, Bd. 109.

— und ASIMOV, G. J. 1927. — Zur Frage der Feststellung von Thyroxin im Organismus hyperthyreoidisierter Säugetiere. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 216, H. 1/2.

— und BESSMERTNAJA, S. J. 1927. — Über minimale Hyperthyreoidisationsdosen, bei denen der Thyroxinnachweis in den Geweben der Hühner möglich ist. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 109.

— und NOVIKOV, M. 1926. — On the mode of transport of thyroxin by blood. Endokrinology, Bd. 10, No. 6.

— — 1928. — Eine biologische Methode zur Bestimmung der Schilddrüsenaktivität bei Tieren. Ebenda, Bd. 1, H. 3.

— M. M. und BELKIN, R. J. 1929. — Der Einfluss von Schilddrüsenpräparaten auf das Federkleid bei normalen und kastrierten Fasanen. Transactions of the Laboratory of experimental Biology of the Zoopark of Moscow, Vol. V.

VOL.
11
1930

STUDIES UPON THE WING-PATTERN OF PREPONA AND AGRIAS TWO GENERA OF SOUTH-AMERICAN NYMPHALID BUTTERFLIES

BY

B. N. SCHWANWITSCH

Research Fellow of the International Education Board in 1926.
University of Perm, Russia.

With 12 figures in the text and plates I—IV.

CONTENTS:

Introduction 290
Chapter I. Positional inversion of components in the genus *Prepona* 294
§ 1. Eye-spots and their abnormal position 294
§ 2. *Chalciope* pattern 299
§ 3. *Antimache* pattern 301
§ 4. *Laërtes* pattern 304
§ 5. Discussion 310
Chapter II. Realisation of the prototype in *Prepona* and *Agrias* 314
Chapter III. Modifications of the pattern components in *Prepona* 321
§ 1. The third Externa 322
A. Anterior portion on the hindwing 322
B. False eye-spots 323
§ 2. Eye-spots 330
A. Combinations 330
B. Lightening 331
§ 3. The Umbra and its crossing over the first Media 332
§ 4. Mediæ 334
A. Division and coalescence 334
B. The second Media in the discal cell of the hindwing 338
C. Pierellisation 340
a. The first Media on the forewing 341
b. The second Media on the forewing 344
c. Hindwing 347
Chapter IV. Derivation of *Prepona werneri* pattern 348
Chapter V. Derivation of *Prepona meander* pattern 353
§ 1. Brown and creamy areas 353
§ 2. Umbro-Medial complex stripe 358
Chapter VI. Hindwing pattern in the genus *Agrias* 360
§ 1. *Sardanapalus* type of pattern 360
A. Some *Prepona* patterns 361

B. *Agrias æaon salvini* 362
C. Derivation of *Sardanapalus* pattern 365
a. *Ædon* pattern 365
b. Externæ and eye-spots 366
c. Umbra and more proximal components 367
d. Dislocations in the Ist cell 370
e. Discussion 371
§ 2. *Amydon* type of pattern 373
A. The third Externa and the Umbra 373
B. Mediæ in the 8th cell 375
C. The second Discalis 375
D. Other components and discussion 376
§ 3. *Hewitsonius* type of pattern 380
§ 4. Diagrams of the above evolution and Eimer's data 383
Chapter VII. Forewing pattern in *Agrias* 386
Chapter VIII. General discussion 391
§ 1. Positional inversion of pattern components 391
§ 2. Other modifications 396
A. Budding of components 397
B. Complex components 398
§ 3. Elasticity and interaction of pattern components 402
§ 4. Comparison of *Prepona* and *Agrias* patterns 405
Summary 408
Bibliography 410
Explanation of figures 411
1. Key to the lettering 411
2. Description of the processes shown in the plates 412
3. List of the specimens figured 422

»Alle Glieder bilden sich aus nach ew'gen Gesetzen
Und die seltenste Form bewahrt im Geheimen das Urbild».

GOETHE, Osteologie.

INTRODUCTION.

In 1924 I have published the description of the scheme or of the prototype of the wing-pattern of butterflies belonging to the families of Nymphalids, Satyrids, Morphids and Brassoloids which may be called Nymphaloid families as they are often considered as subfamilies of Nymphalidæ sensu lato and which comprise about a half of all the Rhopalocerous genera. The adequacy of the prototype became especially obvious when in 1926 SÜFFERT published his own independently obtained scheme of the wing-pattern of the same families. In a special paper (1929 b) I have pointed out that the divergencies between the two schemes are all of not a great importance and that the close resemblance of SÜFFERT's results to my own evidences substantially the correctness of both investigations. After having established the

prototype and having traced a number of rules governing its evolution which I have described in a special paper (1926), the state of the things in this field was the following. I had to make clear whether the prototype represented a basis of all the patterns existing in the four above enumerated families or its significance was only particular and some new schemes were required to elucidate the genuine ground plan of the wing-pattern in the group under consideration. This problem may be solved completely only by the morphological analysis of all the most important patterns which occur in the group, that being obviously beyond the powers of one person. Therefore an approximative solution was to be obtained. I followed two ways to get it. On the one hand the palæarctic genera of Satyridæ were investigated to find out whether the prototype could serve a satisfactory basis to derive from it all the patterns of a group which was sufficiently extensive and varied but did not exhibit the utmost degree of specialisation. That research was conducted in the Zoological Museum of the Academy of Sciences in Leningrad (Petrograd). Its results are generally positive and are partly published (1929 a). On the other hand after having formed the general idea of the principal directions of the variability of Nymphaloids patterns several groups of them were selected to study which seemed to be most highly specialised and most deviating from the prototype thus supposing that were their derivation from the latter successful the propability of the prototype to be a scheme of general value would increase so to say in proportion with the height of specialisation of the selected groups. The latter were among Nymphalids the genus *Charaxes*, the group of genera closely allied to *Catagramma* and the genera *Prepona* and *Agrias*. Among Satyridæ it was the genus *Pierella* with a few closely allied ones. Some other groups as e.g. that of *Vanessa* sensu lato and that of *Limenitis, Neptis, Adelpha* and other "limenitoid" forms also seemed very important but their detailed study was postponed. As to the groups enumerated first I was able to perform a partial analysis of *Charaxes* in Leningrad and some data concerning it are published (1926). Different was the case of the *Catagramma, Prepona* and *Pierella* groups. The materials in Leningrad proved to be not sufficient for the analysis of their patterns and my attempts failed to connect them with the prototype. Meanwhile is was quite evident that the genera in question were not only most extremely specialised but also represented very important and large branches of their families being each very rich in species and various types of pattern. Hence as far as their origin from the prototype was not proved the general value of the latter was undergoing heavy doubts. Therefore I undertook a visit to the British Museum to see whether its richest materials could solve the problem. The results of my studies in the British Museum are described in my papers on *Pierella* group (1928 a) and on *Catagramma* group (1930) and finally the in-

VOL. 11 1930

vestigation of *Prepona* and *Agrias* is dealt with in the below. As far as I can judge each of the three enumerated works afford positive results i.e. the wing-patterns in question do derive from the prototype and thus three most considerable obstacles are overcome which were interfering with the view that the prototype is an adequate formulation of the genuine ground plan of the wing-pattern in Nymphaloid families. This is a success of course but the fact should be emphasized here that some other obstacles still persist which may prove to be very difficult to attack them. The above mentioned "vanessoid" and "limenitoid" types of pattern are numbered first among them.

Some authors who deal with *Prepona* and especially with *Agrias* are so impressed by the beauty of these superbe creatures that the description runs nearly in poetic line. In STAUDINGER and SCHATZ' atlas (1892, p. 178) the genus *Agrias* is described as a "herrliche Tropengattung, auf welche die Natur ihr ganzes Füllhorn an blendenden Farben ausgeschüttet zu haben scheint, und welche deshalb nicht mit Unrecht das Fürstengeschlecht der Nymphaliden genannt wird". The coloration of *Prepona* being less luxuriant is also brilliant and extremely exquisite. To give the idea about the coloration of these genera it is enough to say that the most typical *Prepona* upperside is very dark brown with a broad transverse band of metallic blue or metallic greenish-blue which in connection with the large size of butterflies gives them a Morphid-like aspect. In *Agrias* in addition to the blue some very wide red areas are present which are in some species changeable in a wonderful violet. The amazing coloration is concomitant with the extremely complicated processes observed in the wing-patterns of the underside in both genera. Still during my studies in Leningrad it has become clear to me that *Agrias* pattern represents a peculiar side branch from that of *Prepona* still more specialized than the latter and that the principal problem lies in the analysis of *Prepona* pattern. After having come in December of 1925 to the British Museum I was engaged at first in the investigations upon *Catagramma* and *Pierella* groups. Simultaneously I was trying, however, to solve the *Prepona* problem. But in spite of the richness of the materials at hand my several attempts to do this failed one after another until a lucky observation on *Prepona antimache* gave me the idea about the remarkable phenomenon described in the below as positional inversion of components and thus the principal difficulty was over at last in the derivation of *Prepona* pattern from the prototype. After having got the chief idea the subsequent detailed analysis of the *Prepona* and *Agrias* patterns proved to be comparatively simple though the last named genus offered some considerable difficulties of its own.

In the present paper only the undersides of the two genera in question are dealt with. The fact is that the uppersides of many exotic genera of

butterflies show some singular types of the wing-patterns which are so to say super-generic as the same type may occur in several genera and *vice versa* one genus may show several types. On the other hand no exact dependence is established of those upperside patterns upon those of the underside. To elucidate the indicated very complicate interrelations a special extensive research is necessary which has not been done. Because the uppersides of *Prepona* and *Agrias* fall just under the aforesaid category I totally abstain from describing them in the below.

The excellent collection of the Entomological Department of the British Museum (Natural History) served a basis of my research just as it was the case of my studies on *Pierella* and *Catagramma* groups. To complete the data obtained at the British Museum short trips were undertaken to the Lord Rothschild's Museum in Tring, Mr. J. J. JOICEY's Hill Museum in Witley, the University Museum in Oxford, Museum National d'Histoire Naturelle in Paris, Madame FOURNIER's Museum in Paris and Zoologisches Museum der Universität in Berlin. In almost every of the enumerated Museums some interesting facts have been recorded which are of value for the analyses described in the below. A special remark, however, should be made concerning FOURNIER's Museum famous by its collection of *Agrias* which is the greatest in the world. Among the fine series of these very rare and precious butterflies which are in posession of the said Museum I have found a number of specimens which proved to be of great service for the analysis of the extremely complicate patterns of *Agrias*. I am glad to take the opportunity of expressing my thanks to the Trustees of the British Museum for the permission to study its collection and to Madame FOURNIER for allowing me to work in her private Museum. I am also very glad to thank most sincerely Mr. N. D. RILEY, keeper of the Rhopalocera in the British Museum who was doing very much in every direction to ensure the success of my research and finally I am very much obliged to Dr. K. JORDAN of the Tring Museum, Mr. G. TALBOT of the Hill Museum, Professor E. B. POULTON of the Oxford Museum, Monsieur F. LE CERF of the Paris Museum, Mr. P. LATHY of the FOURNIER Museum and Dr. M. HERING of the Berlin Museum, who have been all extremely kind to me during my studies.

I was able to perform the present research work in the described scale only because I was granted a fellowship of the International Education Board founded by J. ROCKEFELLER. Therefore I am very glad to express my sincerest thanks to the Board and the Professor A. TROWBRIDGE, formerly Director for Europe of the Board.

All the drawings in the present paper are executed by myself with the aid of a Zeiss drawing camera. Many figures are slightly magnified, some

VOL. 11 1930

are considerably so. The magnifications used are different but so selected that all the wings are of nearly the same size in the figures which renders easier the comparisons. All the specimens figured are preserved in the Museums to which they belong with the special labels referring to the figures of the paper. A list of the figured specimens referring to the corresponding Museums is given in the Explanation of figures.

CHAPTER I. POSITIONAL INVERSION OF COMPONENTS IN THE GENUS PREPONA.

§ 1. EYE-SPOTS AND THEIR ABNORMAL POSITION.

In my previous papers (1928 a, 1929 a, 1930) when dealing with the wing-patterns of a given genus or of a group of genera the description is usually begun with the "realisation of the prototype" i.e. all the components of the prototype are recorded which are discovered in the representatives under investigation, in some cases a hypothetical "proto-pattern" constructed and thus the connection of the prototype with the group in question is demonstrated. After having done this the modifications are described which the prototype undergoes in the group. This way is not to be used in the present case. In the wing-pattern of *Prepona* there is one modification which results in the total change of some prototypical interrelations, so that no comparison of *Prepona* pattern with the prototype is possible without having elucidated that modification. Hence the latter will be considered first while the realisazation of the prototype in the genus will be dealt with in the next chapter.

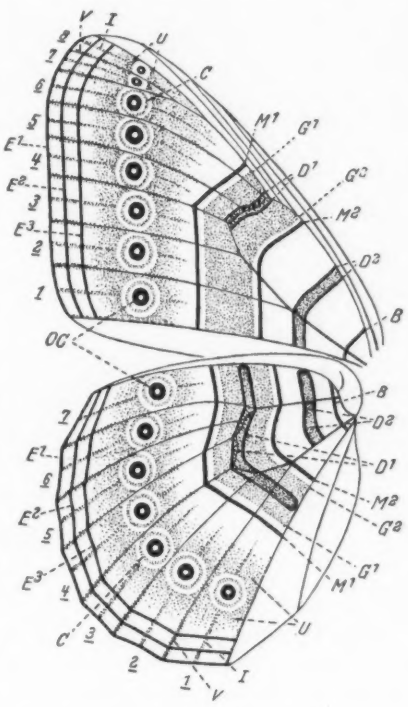
Let us recapitulate the main features of the Nymphaloid prototype (text-fig. 1). It is composed of a number of dark stripes and spots. One part of them is transverse to the nervures, the other is longitudinal to them. The transverse components are the following. First, second and third Externæ (E^1, E^2, E^3) are situated along the termen (the nomenclature used of the parts of the wings and of the wing venation is explained in the text-fig. 2). After them comes a series of eye-spots (OC). Each eye-spot is placed in a border cell and is surrounded by a Circulus (C). Eye-spots are accompanied by the broad and suffused Umbra (U). First and second Mediæ (M^1, M^2) cross the middle area of the wing. First and second Granulatæ (G^1, G^2) are enclosed between them. First Discalis (D^1) is placed between the Granulatæ on the discal nervures. Second Discalis (D^2) lies between the second Media and the wing base. Basalis (B) crosses the basal area of the wing. There are two kinds of longitudinal components: Venosæ (V) cover the nervures, Intervenosæ (I) run between them. A formula of the proto-

type is obtained by combining the indexes of the enumerated components. Each eye-spot is designated separately by the number of its cell, while Circuli are not included in the formula. The indexes of the forewing are written above the line, those of the hindwing below it. The formula of the prototype is the following:

$$\frac{E^1.E^2.E^3.OC\ (1.2.3.4.5.6.7.8)\ U.M^1.M^2.G^1.G^2.D^1.D^2.B.\ |\ V.I.}{E^1.E^2.E^3.OC\ (1.2.3.4.5.6.7)\quad U.M^1.M^2.G^1.G^2.D^1.D^2.B.\ |\ V.I.}$$

The portions of the components of the prototype restricted to the particular cells are designated according to the numbers of the latter. So e.g. the portion of the third Externa situated in the 4th cell is indicated by $E^3 4$, the portion of the first Media in the 3rd cell by $M^1 3$ and so on.

Some of *Prepona* patterns as e.g. those of *P. chalciope* (figs. 18, 19), of the forewing of *P. brooksiana* (fig. 20) or of the hindwing of *P. amphithoë* (fig. 21) may be derived rather easily from the prototype. The first named species with its well pronounced Mediæ (M^1, M^2) and a strong third Externa (E^3) looks not very deviating from the prototype in spite of the almost total absence of eye-spots and some modifications in Externa and Mediæ which will be discussed below. The forewing of *brooksiana* (fig. 20) and the hindwing of *amphithoë* (fig. 21) also



Text-fig. 1. The scheme or prototype of the wing-pattern of *Nymphaloid* families (Nymphalidæ, Satyridæ, Morphidæ, Brassolidæ).

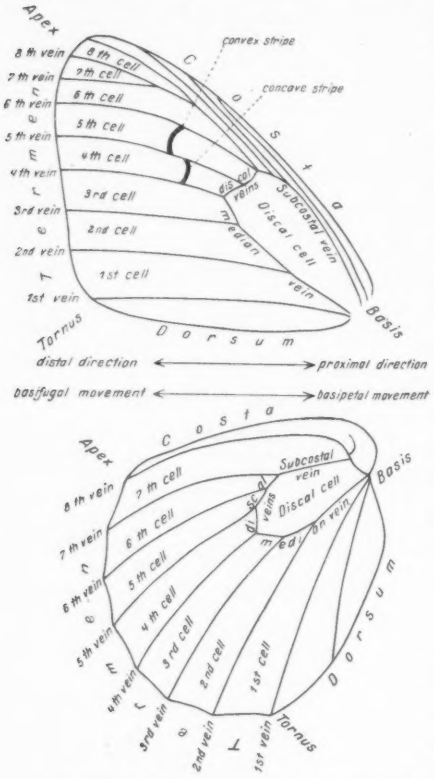
B — Basalis.
C — Circulus.
D^1 — first Discalis.
D^2 — second Discalis.
E^1 — first Externa.
E^2 — second Externa.
E^3 — third Externa.
G^1 — first Granulata.
G^2 — second Granulata.
I — Intervenosa.
M^1 — first Media.
M^2 — second Media.
OC — eye-spot. Another designation of eye-spots see below.
U — Umbra.
V — Venosa.

The ciphers near the wing margin designate the numbers of border cells. The dash under the cipher designates the presence of an eye-spot in a given cell. The prototype corresponds to the formula:

$$\frac{E^1.E^2.E^3.OC\ (1.2.3.4.5.6.7.8)\ U.M^1.M^2.G^1.G^2.D^1.D^2.B.\ |\ V.I.}{E^1.E^2.E^3.OC\ (1.2.3.4.5.6.7)\quad U.M^1.M^2.G^1.G^2.D^1.D^2.B.\ |\ V.I.}$$

(After B. N. Schwanwitsch, 1924.)

show a prototypical appearance especially in their Mediæ and first Discalia (D^1). Also the Umbræ (U) are well developed in all the four indicated wings and in the fig. 21 a fine series of eye-spots is present. A detailed analysis of the homologies of these patterns will be given in the next chapter but it is obvious that a number of components, which they are built of, resemble greatly those of the prototype. On the basis of this one might think that generally the wing-pattern of *Prepona* is comparatively simple as concerns its derivation from the prototype. But such an impression would be misleading.



Text-fig. 2. The diagram explaining the terminology used in the present paper regarding the morphology of the wing. (After B. N. SCHWANWITSCH, 1929 a.)

The genus *Prepona* undoubtedly belongs to the highest in the family of Nymphalidæ. The great size of the butterflies, their voluminous muscular body and very strong exquisitely shaped wings, the brilliant color pattern of their upperside, the fine androconial brushes in some species those are the exterior characters which lead to the above given characteristic of the genus. The general high specialisation of *Prepona* suggests the idea that the simplicity of the underside pattern in the above indicated forms is but apparent, and that in the wing-patterns of the genus there must be some salient peculiarities as well. This is really so. The interrelation between the eye-spots and the third Externa in *Prepona* belongs to the most remarkable facts observed in the wing-pattern of Lepidoptera.

It should be noted here that only the hindwing will be dealt with in this chapter since the eye-spots are wanting altogether on the forewing of *Prepona*. The position of the eye-spots in the prototype (text-fig. 1) is between the third Externa (E^3) and the first Media (M^1) amidst the Umbra (U). In the three different *Prepona* belonging to the species *deiphile* (fig. 15), *miranda* (fig. 16) and *lycomedes* (fig. 17) there are very well pronounced third Externæ (E^3) designated partly by the "cellular indexes" ($E^3$1, $E^3$3, $E^3$4, $E^3$5, $E^3$7, $E^3$7. 8), Umbræ (U) and first Mediæ (M^1) also designated partly by the "cellular indexes" ($M^1$1, $M^1$2, M^1 (4. 5. 6), $M^1$6, $M^1$7,

$M^{1}8$). The enumerated components show their specific modifications which will be considered in the subsequent chapters but their homologies, as it will be also demonstrated in the next chapter, are out of doubt. But none of the three indicated *Prepona* specimens exhibits any trace of the eye-spots in the wide area between the third Externa and first Media. The emphasis should be laid upon the fact that this condition is by no means aberrant concerning *Prepona*. It is plainly visible in a number of other representatives of the genus (figs. 21, 23, 25, 26, 48, 50), and can be regarded as a normal one. I have examined most carefully long series of *Prepona* in all the Museums where I have been working looking for any rest of the eye-spots which would be placed between E^{3} and M^{1}. In other Nymphaloid genera absent eye-spots are often replaced by typical white markings which I called ocellar markings (1928 a, p. 437). Such a large and well developed Umbra (*U*) as e.g. that of *Prepona deiphile* (fig. 15) is quite of a sort to expect the presence of ocellar markings in the wide area covered by it, if the condition of the ocellar series were prototypical. But this research almost totally failed. Except for the few special cases which gave me the clue of the homologies of *Prepona* pattern and will be discussed in the next four paragraphs the Umbral area lying between E^{3} and M^{1} may be described in *Prepona* as empty concerning eye-spots, or any components of ocellar character.

Meanwhile the majority of the representatives of the genus show eye-spots resembling greatly those of the prototype by a number of characters but the position. In *Prepona lycomedes* (fig. 17) there is a fine series of eye-spots which corresponds to the formula *OC* (1. 2. 3. 4. 5. 6. —) according to the cells occupied by it.[1] Only one member of the series viz. the 7th eye-spot is wanting compared with the prototype, but on the other hand the eye-spot in the 1st cell is duplicated which is generally a common thing in Nymphaloids. The eye-spots are of medium size, well defined, centered with large white pupils and colored brown with some traces of black, the latter being especially considerable in the eye-spots of the 1st cell. Quite similar series may be seen in figs. 5—8 and also in *Prepona amphimachus* and *P. meander* (figs. 50—62), in which species the 7th eye-spot is present as well (figs. 50, 52, 62).

In *Prepona miranda* (fig. 16) there is another type of the ocellar series. The latter is represented by a pair of eye-spots lying in the 2nd and 6th cells (*OC2*, *OC6*). The eye-spots are fairly large and principally black, only their distal ends being brown. The pupils are small but very well pronounced and are of intensely white color with some addition of blue. The remaining eye-spots are replaced by the above mentioned ocellar markings (*OCm1p*, *OCm1a*, *OCm3*, *OCm4*, *OCm5*) which are of usual type and are

[1] The presence of eye-spots is designated in this and many other figures by putting dashes under the numbers of the corresponding cells.

VOL. 11 1930

colored white and blue. In the 1st cell two ocellar markings are present (*OCm1p*, *OCm1a*), which is in accordance with the duplication of the corresponding eye-spots in fig. 17. In the other cells they are not very exactly defined but e.g. in fig. 13 the *OCm3*, *OCm4* and *OCm5* are represented at their best. In all the figs. 11—15 the type of the ocellar series does not differ from that of fig. 16. The presense of the rudimentary eye-spot in the 5th cell (*OC5*) instead of the ocellar marking should be noticed in *Prepona neoterpe* (fig. 14). The same type of the ocellar series is present in *Prepona pylene* (fig. 23) and *P. werneri* (fig. 25). Such series containing only a couple of eye-spots are not uncommon in many genera of the Nymphaloid families, the 2nd, 5th and 6th eye-spot being very often more stable than the rest.

In the prototype the eye-spots are surrounded by the Circuli (*C* in text-fig. 1, p. 295). In *Prepona gnorima* (fig. 11) the proximal halves of the indicated components (*C2*, *C6*) are very well developed. Their homologues are also present in th three next figures. I have pointed out (1929 b, p. 49) that the interspace between the eye-spot and its Circulus is of yellow hue in the representatives of the genus *Morpho* dealt with in that paper. The indicated coloration may be called typical of many other genera. Accordingly in fig. 11 the yellowish coloration is present in the proximal half of the interspace between *C6* and *OC6*. Similar is the case between *C2* and *OC2* in fig. 13.

Thus the eye-spots of *Prepona* show a number of characters which correspond exactly to the prototypical eye-spots of the other Nymphaloid genera. But in spite of this it is impossible to compare them with the eye-spots of the prototype since this is contradicted by their position. They are placed distally to the stripe (E^3) which is homologous with the third Externa of the prototype. Some reasons favouring the last named homology will be given in the next chapter but generally I consider it to be well established. To explain the described position of the eye-spots the most natural hypothesis is that they are not genuine Nymphaloid eye-spots but perhaps originate from another component lying distally from the third Externa. The simplest hypothesis is that the second Externa has resolved into series of cell portions which have acquired a structure very similar to that of the eye-spots. But this idea does not seem plausible owing to the following reasons. On the one hand the imitation of the eye-spots by the supposed derivatives of the second Externa is so close that its very perfectness suggests a doubt. On the other hand no transition has been discovered between the more or less typical stripe-like condition of the second Externa and the eye-spots in question. Finally if the latter originate from the second Externa or any other component but the genuine prototypical eye-spots, the traces of the latter must be present somewhere in the area between E^3 and

M^1. It has been indicated already that this is not the case. The whole of the evidence given does not allow to accept the hypothesis of the second Externa derivation of the *Prepona* eye-spots. The facts dealt with in the three subsequent paragraphs of this chapter will show that quite a peculiar process takes place in *Prepona* pattern, namely the prototypical eye-spots dislocate basifugally, pass through the third Externa and thus occupy the above described abnormal position. There are three patterns in *Prepona*, in which this remarkable process is observed. They may be called *chalciope*, *antimache* and *laërtes* patterns according to the names of the corresponding species. We will consider them in the sequence given.

§ 2. CHALCIOPE PATTERN.

VOL. 11 1930

The wing-pattern of *Prepona chalciope* (figs. 18, 19) has been mentioned already. We have to examine now the hindwings of four specimens of *chalciope* which are represented magnified nearly 2 × in the figs. 1, 2, 3 and 4.

In fig. 1 which represents the posterior part of a *chalciope* wing the third Externa (E^3), the Umbra (U) and the first Media (M^1) are easily recognised. The ocellar series is represented by an ocellar marking in the 2nd cell ($OCm2$) and by a couple of eye-spots in the 1st cell which are designated as $OC1a$ and $OC1p$, i.e. anterior and posterior eye-spots of the 1st cell. Both eye-spots are very minute, but in spite of this they are very well developed and show a marked pupil each. They exhibit an intensely blue coloration. They are situated just in the area where the hind ends of E^3 and U meet each other. The E^2 stripe is well pronounced in the anterior part of the 1st cell but after having met the Umbra it cannot be clearly discriminated from the latter though it is very likely that the posterior severed end of U is bordered by E^3 supposing the hind end of the latter being bent inwards and having acquired a coloration which does not differ from that of the Umbra. This is fully in accordance both with the general direction of the visible part of E^3 which is markedly bent inwards near $OC1a$ and with the condition observed in the next *chalciope* specimen. In the 1st cell in fig. 2 the third Externa retains intensely dark coloration on its total length being thus markedly different from the lighter Umbra. The posterior end of E^3 really is bent inwards and borders the posterior termination of U, a certain part of the latter component being cut off as it were with E^3, just as it is supposed to be in the preceding specimen. Returning now to the latter the attention should be paid to the following facts which are of first importance for the below derivation. The eye-spot $OC1a$ is oval-shaped. The posterior end of the oval is possibly in contact with the hindmost portion of E^3 which is rendered not discernible from U owing

to the fusion and similar coloration of the two. But there is no contact at all between the more anterior "free" portion of E^3 and the distal of the two long sides of the oval *OC1a*. The indicated parts of the two components are separated from one another by a fairly wide interspace.

Different is the case in the next *chalciope* specimen (fig. 2). It should be noted first that instead of the eye-spot *OC1a* the ocellar marking *OCm1a* is present which shows a vivid white coloration. But the most important feature of this specimen is that its *OCm1a* is almost totally merged into the third Externa. It is plainly visible that the course of the intensely dark E^3 is interrupted by the white *OCm1a*. The stripe is as if splintered with the marking in an oblique direction like a piece of wood pierced obliquely with the end of a knife. It should be emphasised moreover that the position of *OCm1a* is fairly proximal to the main direction of E^3. In other words the marking has entered the stripe but not passed through it still.

The next step of the process is exhibited in the third *chalciope* specimen (fig. 3). Its E^3 is continuous again and its very well pronounced *OCm1a* is situated distally from the main direction of the stripe. But the emphasis should be laid on the fact that E^3 both anteriorly and posteriorly from *OCm1a* is broader than on the level with it; the two components in question look like two pieces of paper, one black, another white, the former being partially covered by the latter. In other words the ocellar marking having passed the axial area of the third Externa is yet partly merged into this stripe.

The last member of our morphologic series is *chalciope* specimen represented in the fig. 4. Its E^3 shows the same considerable breadth on the level with *OCm1a*, behind it and also a little before it (a marked broadening of E^3 in its more anterior part is not of importance of course). The advancement shown by the specimen under examination is especially evident if comparing its E^3 with that in the preceding specimen. The portion of E^3 which adheres *OCm1a* is quite narrow in fig. 3 and fairly broad in fig. 4. Thus the ocellar marking *OCm1a* retains a contact with E^3 but is not more merged into it and therefore may be regarded as having totally passed through the said stripe.

The above description shows that in *Prepona chalciope* the anterior of the two eye-spots of the 1st cell, or its homologue the ocellar marking, leaves its prototypical position which is proximal to the third Externa, passes through that stripe and comes to lie distally from it, i.e. the positions occupied by the two indicated components become inverse to those existing in the prototype.

As to the posterior ocellar component of the 1st cell (*OC1p* in figs. 2, 3, 4) it retains its prototypical position proximal to E^3 in all the four specimens dealt with, which is especially clear in fig. 3. On the contrary the ocellar marking of the 2nd cell (*OCm2*) lies far distally from E^3 (figs. 1,

3, 4) evidently having undergone the same process as *OCm1a* but in a greater degree. The general consideration of the above facts will be given in the last paragraph of this chapter, now we pass on to another form of the same phenomenon observed in *Prepona antimache*.

§ 3. ANTIMACHE PATTERN.

In figs. 5—10 six forms of *Prepona* are figured which though belonging to several species show all the same type of the wing-pattern on the underside of their wings, which I call *antimache* pattern since it is represented in a very typical form in the species of this name. In fig. 6 such an *antimache* pattern is reproduced. It shows well developed the first Media (M^1) and the first Discalis (D^1), the anterior portion of the second Media (M^2) and some remnants of the second Discalis (D^2). All the enumerated components are narrow and intensely dark. A very complete series of eye-spots is brownish of a rather light shade. A very broad suffused Umbra (U) is separated by a white interspace from M^1, while distally it is limited by a denticulated stripe which is designated as the third Externa (E^3).

Before to pass on to the interrelations between the eye-spots and the third Externa, which represents the main object of this paragraph, we have to examine the modification of the last named component shown by it in *antimache* pattern. The components of the prototype (text-fig. 1, p. 295) except for the Umbra (U) and Granulatæ (G^1, G^2) are supposed to be dark brown or black, which coloration is really observed in a great number of patterns. But in my previous papers a certain number of cases are described when a given component changes its prototypical coloration. E.g. on the forewing of *Satyrus pelopea* and *S. alpina* the first and the second Mediæ gradually become ochreous (1929, p. 593, figs. 71—74), on the hindwings of Nymphalidan genera belonging to the *Catagramma* group the anterior ends of the same stripes may become either ochreous or red (1930, p. 246, figs. 60—63, 95—97), in the genus *Cyclogramma* of the same group the second Externa becomes red (ibid., p. 247, figs. 25, 27). The indicated phenomenon may be called lightening of pattern components and on the basis of general knowledge of the nature of melanin (cf. SCHRÖDER's Handb. d. Entomologie, II, p. 433) it seems most likely that the above red and ochreous are transitionary conditions in the oxydation of a certain chromogen, which process results in dark brown and black coloration of pattern components if being completed. Lightening takes also place in different components of *Prepona* patterns and may be concomitant to the acquisition of a suffused form of components. Let us return to the above described *chalciope* series. In fig. 3, especially in the posterior cells, the third Externa (E^3) is brownish black with some olivaceous brim on its distal side. In fig. 2

VOL. 11 1930

the said brim has broadened considerably, in fig. 1 the dark pigment has almost totally disappeared from the stripe. This is a typical lightening combined with the suffusion. In *Prepona lycomedes* (fig. 48) E^3 shows lightening (yellowish brown) in the 6th, the 5th and the anterior half of the 4th cells being fairly dark in the posterior half of the latter and in all the remaining ones. In another specimen of *lycomedes* (fig. 17) the whole of the stripe is light except for its E^2 (7.8) portion, the latter being moreover markedly broadened. Thus it is evident that the third Externa of *Prepona* may be of different coloration and breadth even within the limits of one species. The condition shown by E^3 in *antimache* pattern (figs. 5—10) is that of lightening and broadening in the above sense. It should be pointed out, however, that in fig. 6 the component in question is quite narrow in the 2nd and 3rd cells. There is, moreover, some difference between *chalciope* and *antimache* patterns concerning the interrelation between the third Externæ and the Umbræ. In *chalciope* (fig. 3) U is fairly narrow and distant from E^3 in all the cells but the 1st one. It has been pointed out that in *antimache* (fig. 6) U is adjacent to E^3. But in fig. 10 there is a wide interspace between the two components. In every of the specimens represented in figs. 5—9 that interspace or at least its traces are conspicuous. On the other hand in *Prepona deiphile* (fig. 15) the two components in question adhere closer each other than it is the case in *antimache* pattern, the former species resembling in this respect the numerous patterns of the genus *Satyrus* dealt with in one of my preceding papers (1929 a, p. 568, figs. 1—4).

Thus I think that the components designated as E^3 in *chalciope* and *antimache* patterns are really homologous in spite of the above noticed differences between them. Pass now on to the position of the eye-spots in *antimache* pattern. In fig. 5 almost all the eye-spots are placed *on* the third Externa (E^3), which is considerably broadened near them. The stripe forms strong convex[1] protrusions in almost every cell, its distal boundary is very well defined while the proximal one is somewhat diluted. The eye-spots show their distal borders flattened and even concave (in the 2nd cell), while the proximal boundaries of them retain the prototypical circular shape. This gives the impression as if the eye-spots are pressed against E^3, or speaking more exactly against the distal boundary of the stripe. The most important fact for the below consideration is that the eye-spots lying in the 2nd, 3rd, 4th and 5th cells in fig. 3 may be considered all as situated within the area of the broadened E^3, for in spite of the fact that the distal margins of the eye-spots are practically converging with the corresponding portions of the distal E^3 limit, the latter is nowhere crossed by the eye-spots. The interrelation between the eye-spots and E^3 reminds as it were balls put each in a very thin-walled bag. In spite of the fact that the walls of the bags are

[1] The meaning of the term "convex" is explained in the text-fig. 2, p. 296.

practically invisible at the bottom where the balls lie, the latter may be said to lie in the bags. Different is the case in the 6th cell. Its "ball" is looking outwards through a "hole in the bottom", i.e. a considerably distal portion of the 6th eye-spot is situated beyond the area of the third Externa, the distal boundary of the latter component being crossed by the eye-spot. Besides this a light crescent-shaped interspace has made its appearance between the eye-spot in question and the adjacent part of E^3, though the contact is existing yet between the two components at the equator of the eye-spot. The general aspect resembles that of a ball hold with a forceps. Evidently the 6th eye-spot in the fig. 3 begins to break off from the third Externa and to enter the area lying distally to the last named component.

The next specimen (fig. 6) shows a further development of the process. None of its eye-spots may be described as situated totally within the area of E^3. In the 3rd and 4th cells the proximal sides of eye-spots are still in broad contact with E^3 but the greater proportions of the areas of the two eye-spots are situated distally from E^3. In other words the said eye-spots have markedly entered the area lying distally to E^3, they are crossing over the distal boundary of the stripe. The state of things in the 2nd cell of the specimen resembles very closely that described in the 6th cell of the preceding one, viz. a light crescent-shaped interspace almost divides the eye-spot from E^3. Nearly the same is the case in the 5th cell, while in the 6th one the indicated interspace shows a considerable increase, and therefore there is no more contact between the eye-spot and the Externa.

The next specimen of *antimache* (fig. 7) exhibits a further progress. Instead of crescent-shaped interspaces between the eye-spots and Externa, which are present in the 2nd and 6th cells in fig. 6, there are in fig. 7 some light circular areas round every eye-spot which are considerably broader and lighter than the mentioned crescents and therefore all the eye-spots (except perhaps the anterior one in the 1st cell) are clearly separated from E^3.

The next specimen of the series (fig. 8) resembles in its comparatively large eye-spots more fig. 5 than figs. 7 and 8. The light circum-ocellar circles are not less pronounced than in the preceding specimen, but it should be noted that the general course of E^3 is less sinuous than in fig. 7 since the intervenous protrusions of the stripe have become less prominent. The stripe is clearly separated from the Umbra and it is obvious that it runs parallel to the series of eye-spots but rather close to them.

Different is the case in *Prepona catachlora* (fig. 9). Its eye-spots are degenerating and the light circles round them are vestigial. In the 1st cell E^3 passes very close to the eye-spots. In the 2nd one the two indicated components are almost in contact. But in the 3rd cell the distance between them has considerably increased, in the 4th, 5th and 6th ones it may be

VOL. 11 1930

called great. Especially the two last named cells give the impression of a strong deviation of the course of E^3 from that of the ocellar series.

Finally in fig. 10 the distances between the eye-spots and E^3 are shorter than in the anterior cells of the preceding specimen, but they are all very considerable and more or less equal, so that the ocellar series and E^2 are quite parallel and in none of the cells the two components are in contact.

The above described six bearers of *antimache* pattern do not represent a very continuous evolutionary series, thus differing from some of the series dealt with in my previous publications. This is due to the fact that the specimens exhibiting the process in question in a sufficiently clear form are not frequent even in the large *Prepona* series of the British Museum and other best collections. Nevertheless it is obvious that in *antimache* pattern the eye-spots leave their prototypical position, pass gradually through the third Externa and come to lie distally from the latter.

§ 4. LAËRTES PATTERN.

Somewhat different form of the same process is observed in several species of the genus exhibiting the pattern which may be called *laërtes* pattern according to the name of the species *Prepona laërtes*.

The Media and the Discalia in *laërtes* pattern (figs. 11—14, 16, 23) are generally similar in their homologues in *antimache* pattern. Some peculiarities of their own will be discussed in the subsequent chapters.

The Umbra (U) is very well developed. The specific character of the component in *laërtes* pattern is its striolated condition, i.e. the Umbra is subdivided by short white interspaces into a great number of small transverse strioles (cf. fig. 16) similar to those particularly typical of many genera (cf. e.g. my papers of 1928 a, figs. 2, 8, 17, 23, 29, 35 and of 1929 a, figs. 152, 178). This sort of dissolving of large stripes into strioles has been noted by HENKE in his work on the geometrid *Larentia* and other Heterocera (1928). The distal margin of the Umbra is bordered by E^3 just as it is the case in some *antimache* patterns (figs. 6, 7), the two components being in contact.

The form of E^3 is the most remarkable, but before to pass on to it we have to consider the phenomenon of lightening (p. 301) revealed in the third Externa. In fig. 23 the stripe forms singular protrusions (E^23, E^34, E^35) directed downwards and flattened abruptly at their distal ends. The stripe is wholly brownish-black. Quite the same is the case in fig. 16. Similar form of the component is observed in fig. 13 except for the fact that the component has undergone a partial lightening and broadening: in the 4th cell there is almost no trace of the black pigment in E^3, in the 3rd one the dark coloration is retained only on the hind side of the protrusion, in the

5th cell both the anterior and the posterior sides of the E^3 protrusion are black but its concave summit does not show any dark coloration. In the places of absent dark pigment E^3 is of a grayish-brownish shade which is darker than the surrounding ground, the proximal boundary of the component is markedly suffused while the distal one shows a very definite outline, thus the stripe being broadened in the basipetal direction. Therefore the condition of E^3 in its light brown parts in fig. 13 is similar to that existing in *antimache* pattern (figs. 5, 6, 8). This consideration shows, I believe, that E^3 in *laërtes* pattern may be either totally dark, or certain parts of it may be light brown and suffused, and we have now to pass on to the interrelation between the third Externa and the ocellar series. It has been pointed out that the latter is represented in *laërtes* pattern by the large encircled eye-spots in the 2nd and 6th cells (*OC2*, *OC6*) and by the ocellar markings in the remaining cells (*OCm1*, *OCm3*, *OCm4*, *OCm5*). It is plainly visible in fig. 11 that two of the enumerated ocellar markings, namely *OCm3* and *OCm4*, are in a close contact with the suffused light brown E^3, while *OCm5* is as if hold with a forceps, the latter being imitated by the two black halves of the E^3 portion of the 5th cell. In fig. 13 both the third Externa and the ocellar markings are the same as in fig. 11 but they are not in contact; all the three markings *OCm3*, *OCm4* and *OCm5* are widely distant from the corresponding portions of E^3 and the still existing "E^3 forceps" in the 5th cell do not hold more the *OCm5* marking. Similar is the state of things in fig. 23 with the only difference that E^3 is totally brownish black. The condition of the specimens represented in figs. 12 and 16 may be regarded as transitionary from that of fig. 11 to that of fig. 13, but the interrelations are not sufficiently clear owing to the ocellar markings having lost their definite outline in the two first named specimens. It is evident now that the condition observed in the 3rd and 5th cells of *Prepona deiphile* (fig. 15) with its comparatively slightly disturbed E^3 situated far proximally from *OCm3* and *OCm5* derives from that of *laërtes* pattern.

Thus the described evolution in *laërtes* ocellar markings reproduces fairly exactly the corresponding process in the eye-spots in *antimache* pattern dealt with in the preceding paragraph. In both cases the ocellar components either are totally (fig. 5) or at least partly (*OCm5* in fig. 11) proximal to the E^3, or they are distal to the stripe though retain a contact with it, or finally they break off from E^3 and come to lie far distally to it.

The same process follows a somewhat different way in the 2nd and 6th cells, where the genuine eye-spots are present. Let us examine it more closely. In the 2nd cell in fig. 11 the large eye-spot *OC2* is surrounded by its Circulus *C2*, the latter being incomplete in its distal half. The adjacent portions of E^3 in the 1st and 3rd cells are so placed that the stripe seems to cross over the eye-spot near its equator.

VOL. 11 1930

Because the stripe is not visible in the very area of the eye-spot it seems most likely that the third Externa is interrupted in the place where the eye-spot is lying. One could also admit that the component designated *C2* really represents E^3 supposing the latter to be regularly bent inwards in the 2nd cell, shaped concentric with *OC2* and thus imitating the proximal half of the Circulus. But this alternative is hardly tenable owing to the following reasons. On the posterior side of *OC2* a considerable portion of the supposed Circulus is situated distally from the point where *C2* and E^3 meet one another. The same is the case in a clearer form in fig. 12, where two portions of E^3 touch *C2* both anteriorly and posteriorly, while considerable portions of the last named component are lying distally to the indicated contacts. The same interrelations are still clearer in the 6th cell of the same specimen. It is obvious that supposing the components designated *C2* and *C6* to be derivatives of the third Externa one must admit that the latter undergoes a sort of bifurcation like a T in every place of its contact with the light circular zone surrounding the eye-spots, so that one branch of T runs along the said zone proximally while the other does the same distally. There are no facts at my disposal favouring this complicate hypothesis, for which reason the above given explanation remains the most plausible, i.e. that *C2* and *C6* are intercalated in the third Externa, the latter being practically interrupted in the places where the said Circuli are situated.

We have now to trace the behaviour of E^3 with regard to the Circuli. It has been pointed out that in fig. 11 the direction of E^3 crosses over *C2* near the equator of the latter. It is not so in the same cell in fig. 12. The two portions of E^3 touch *C2* far proximally from the equator of the latter, so that the part of *C2* proximal to E^3 is much shorter than the rest of the total circumference of the Circulus. In *Prepona neoterpe* (fig. 14) the indicated proximal part of *C2* has become quite short, so that on comparing this specimen with the two just described ones it becomes obvious that the two ends of E^3 are displacing along the proximal half of *C2* towards each other, and it seems very likely that were their displacement be developed further they would become confluent and probably broken off from the Circulus. The said breaking off seems especially probable owing to the fact that the main part of E^3 in the 2nd and also in the posterior half of the 3rd cells is fairly distant from *C2* being strongly dislocated in the basipetal direction, and the two pieces of E^3 which connect the main part of the stripe with *C2* are almost parallel to the veins being thus evidently in the state of "tension". In my previous papers several cases are recorded when the "tension" or "stretching" of stripes results in their break (1928 a, pp. 473, 474, 1929 a, pp. 589, 601). Were the two pieces of E^3 to be actually broken off from *C2* the most important result of this would be the position of E^3 totally proximal to *C2*. That is in the 2nd cell of *laërtes* patterns the same process of transmigration

of the ocellar components through the third Externa takes place which has been described in *chalciope* and *antimache* patterns, and also in the 3rd, 4th and 5th cells of this same *laërtes* pattern. Although the said process is not finished up even in the most advanced member of the *laërtes* series (fig. 14), the described development of the process is so evident that its correspondence with the same processes in *chalciope* and *antimache* is doubtless. It should be added that quite similar dislacement of E^3 along the Circulus is observed in the 6th cell of *laërtes* patterns though in a lesser degree. This is plainly visible if tracing the interrelations between E^3 and *C*6 in figs. 14, 13 and 12 in the sequence given. The following interesting difference is worth of noting between the conditions existing in the 2nd and 6th cells of *laërtes* pattern and those in the preceding cases. In the latter either the ocellar markings or comparatively small not encircled eye-spots pass through E^3. In the former the eye-spots are fairly large and moreover they are provided with Circuli, so that the total area of the components passing through E^3 is much greater than in *chalciope, antimache* and the remaining cells of *laërtes*. Owing to this the displacement of the third Externa along the periphery of the components which pass it through can be seen much more plainly than in other cases. But on the other hand the process in *laërtes* pattern is of a more restricted scale than in the other two, since in the first member of *laërtes* series (fig. 11) both eye-spots and ocellar markings have already partially passed through E^3, while none of the members of the same series shows total separation of the eye-spots from the Externa. Thus *laërtes* pattern shows only the middle stages of the process observed in *chalciope* and *antimache* but exhibits in them more clearness than the latter do.

Let us consider now more closely *Prepona miranda* (fig. 16), which is also bearer of *laërtes* pattern. It is interesting that its *C*2 and *C*6 exist only in their proximal parts restricted to the level of the adjacent E^3 portions E^31, E^33, E^35 and E^37, while the position of their more distal parts is only indicated by the outline of the light zones surrounding the corresponding eye-spots *OC*2 and *OC*6. One might suppose that the components designated *C*2 and *C*6 really are E^32 and E^36 respectively. This is hardly tenable, however, since the exact correspondence of the components in question with the proximal parts of Circuli in figs. 11—14 is evident, while the homologisation of the last named components is given in the foregoing. This point of view is supported by the fact that in fig. 23 *C*6 is broadly suffused on its proximal margin, thus differing markedly from the neighbouring portions of E^3. That suffusion spreads a bit in the 5th cell. Moreover in *Prepona werneri* (fig. 25), which shows its own type of pattern but resembles *laërtes* in the interrelation between the ocellar series and E^3, the hind end of *C*6 enters the 5th cell and comes to lie proximally from the fore end of the corresponding portion of E^3, thus showing a position more prototypical than in any member

VOL. 11 1930

of *laërtes* series. Therefore I think that the components designated as *C2* and *C6* in the figs. 16, 23 and 25 are really homologous to the proximal halves of the Circuli of the prototype. But it should be emphasized that the components in question can join fairly closely with the adherent portions of the third Externa, and thus form a typical complex stripe as it is the case in fig. 23. The indicated joining is less close in fig. 16, so that the intergral parts of the complex component are easier to discriminate. This discrimination is simplified by the fact that the parts deriving from Circuli, i.e. *C2* and *C6*, are typically concave while those originating from E^3 show rather a complicate but generally convex shape of their cell-portions. It seems rather likely that the stripe designated E^3 in *Prepona deiphile* (fig. 15) is also complex and that its portions lying in the 2nd and 6th cells originate from the corresponding Circuli similarly to *laërtes* pattern. On the base of the materials at my disposal I am not able to solve this question quite definitely especially owing to the fact that *deiphile* does not exhibit the above indicated difference between the supposed derivatives of Circuli and the undoubted portions of E^3. It is much less probable that *C2* and *C6* take any part in the components designated E^3 in *chalciope* and *antimache* patterns (figs. 4, 10), and in the patterns of *Prepona lycomedes* (figs. 17, 48) and *P. amphitoë* (fig. 21). Especially in *antimache* pattern, where a gradual migration has been shown of the eye-spots through the third Externa, there is no reason to suppose the cell-portions of the latter to be of different origine. Also in *Prepona lycomedes* with its sometimes bracket-shaped cell-portions (fig. 48) it appears unlikely that the 2nd and 3rd E^3 cell-portions which are quite alike would originate from different morphological sources. Without special proofs, which are not at my disposal, the view cannot be accepted that E^3 in *lycomedes* is a complex component. Thus we come to the conclusion that the components looking very similar in *Prepona* may be of partially different morphologic composition being either pure E^3 (figs. 4, 10, 17) or E^3 joined with *C2* and *C6* (figs. 23, 25 and possibly 15). A further investigation of this particular problem on some fresh materials is desirable.

Before to pass on to the discussion of the above results the following problem has to be elucidated. We have seen that the eye-spots pass through the third Externa. But which is the cause of this exchange of places, i.e. which of the two components undergoes actual dislocation? Do the eye-spots dislocate in the basifugal direction or on the contrary E^3 is shifting towards the wing basis? It seems not unlikely that both indicated dislocations take place which may be evidenced as follows. Every *Prepona* figured in our plates exhibits a much more peripheric position of the eye-spots or ocellar markings than the prototype (text-fig. 1, p. 295) does. Besides this in many *Prepona* (figs. 15, 16 and others) the eye-spots occupy a position

which is definitely distal to the area covered by the Umbra (*U*), while they must lie in the middle of the latter if having the prototypical position. A sort of exception represent the eye-spots of the 1st cell which are situated very often either just in the posterior end of *U* (fig. 1), or very closely to it (all the hindwings in the figs. 48—63). But this is due to the fact that the Umbra or at least its proximal margin instead of being bent down and ended at the dorsum (text-fig. 2, p. 296) acquires a rectilinear form and ends at the tornus (text-fig. 2, p. 296). Meanwhile in the just indicated specimens the eye-spots of their 1st cells are very closely approximated to the wing margin. This shows I believe that the ocellar series in *Prepona* is really dislocated basifugally. It should be noted moreover that in none of the specimens at my disposal I was able to discover a position of the eye-spots more or less corresponding to the prototype, so that they may be considered as fairly constant in their peripheric position all over the genus *Prepona*.

VOL. 11 1930

On the other hand the third Externa is more liable to modify the position within the genus. Generally E^3 is more distant from the termen in *Prepona* than in the prototype (text-fig. 1, p. 295). An exact comparison is difficult and in any case requires some special and rather complicated measurements, which are out of scope of the present paper. Perhaps the distance of the most peripheric pieces of E^3 in fig. 5 is about the same as in the prototype. But it is evident that in *Prepona chalciope* (fig. 3), *deiphile* (fig. 15), *lycomedes* (fig. 17) and many others the third Externa except for its very hind end is considerably more proximal than in the prototype. Thus evidently E^3 is shifted basipetally. In some other cases, however, the same dislocation is still more obvious. The position of *OC2* in figs. 11—14 may be accepted constant. Meanwhile it is quite obvious that the portion of E^3 which lies in the 2nd cell is restricted to the level of *OC2* in fig. 12 and is situated far proximally from *OC2* in fig. 14. The existence of the neck connecting the main part of E^3 with *C2* in the last named figure makes still more evident the dislocation of the stripe. Similarly the positions of the 5th and 6th eye-spots are nearly the same in figs. 6 and 9, while E^3 is in contact with the eye-spots in fig. 4, and is situated far from them in fig. 9. Again the basipetal dislocation of the stripe is quite clear, and it should be added that it is in correspondence with a peculiar form of the E^3 dislocation which takes place on the forewing and will be described in the chapter III.

The above consideration shows, I believe, that the abnormal position of the ocellar series and the third Externa in *Prepona* depends both upon the basifugal dislocation of the former and the basipetal dislocation of the latter.

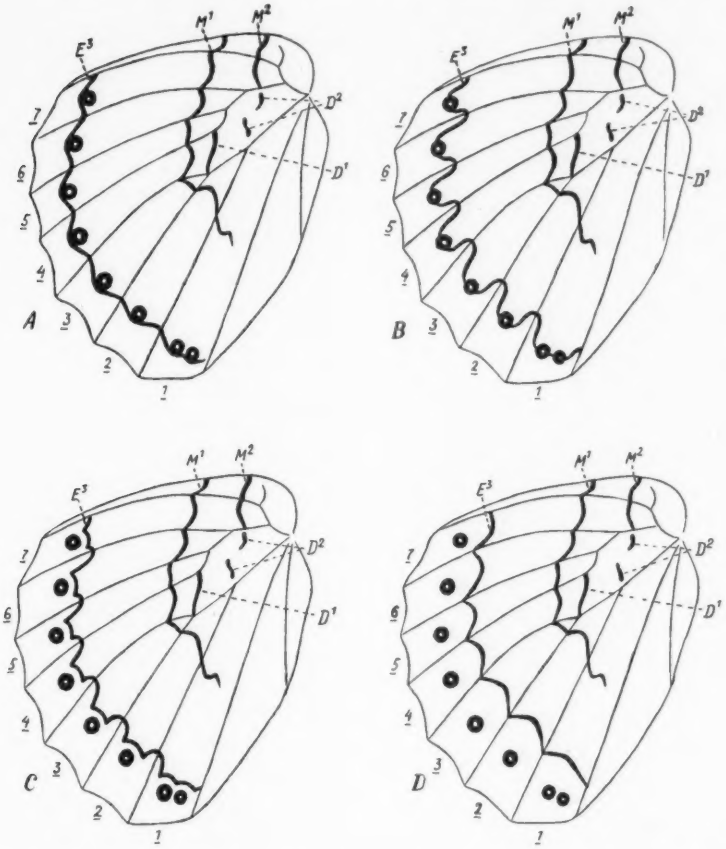
Besides this some peculiarities in the Externa itself are not uninteresting which are revealed during the described dislocations. In figs. 5 and 6, where

E^3 is in contact with the eye-spots, its cell-portions are markedly convex (cf. text-fig. 2, p. 296). The same is the case in figs. 11, 12 and 14. The third Externa in the three last named figures is so shaped as if it represents an elastic string which is forced to shift in the basipetal direction but since it is fixed to the stationary eye-spots and ocellar markings the dislocation takes place principally near the veins and therefore e.g. in the 3rd, 4th and 5th cells in fig. 12 the portions of the stripe become nearly finger-shaped. The length of the "fingers" compared with that of their homologues e.g. in the preceding figure shows that E^3 undergoes a strong distension in the enumerated cells, which is in accordance with the fact that the black parts of E^3 near the 5th and 6th cells are tapering in the distal direction. Finally the stripe breaks off from the ocellar markings (fig. 13) and its cell-portions shorten a little owing to their elasticity. Such shortened form of the E^3 cell-portions is observed in the 3rd, 4th and 5th cells in fig. 23. After having lost the contact with the ocellar components the E^3 cell-portions may acquire a typically concave form. The comparison of figs. 6 and 10 is especially conclusive as in the former E^3 is in contact with the eye-spots and shows convex cell-portions, while in the latter there is no said contact and the cell-portions are concave. In fig. 9 the E^3 portions are convex in the 1st and 2nd cells, where they are still connected with the eye-spots, in the 5th and 6th cells they are rather concave as that connection is totally lost, the 3rd and 4th cells exhibit a sort of transitionary condition. Finally the cell-portions of E^3 show a very pure concave form in figs. 17, 21 and 63, in the 7th cells of figs. 50, 52 and 54 (E^37) and in the three anterior cells in figs. 3 and 4. This form of E^3 is more frequent in the other genera of Nymphaloid families than the convex one, and I think that the genuine form of E^3 in *Prepona* is that of concave cell-portions. The influence of the ocellar series upon the stripe results in the convex modification. The latter exists, however, only during the passage of the spots through the stripe or shortly after it. As soon as the process is finished up the third Externa acquires its more "natural" form. The bracket-like shape of the E^3 cell-portions which occurs in some *Prepona* (figs. 15, 48) may be considered as intermediate between the convex and the concave ones.

§ 5. DISCUSSION.

It cannot be denied, that the description of the main process as given in the four preceding paragraphs is rather a complicate one, which is due to the fact that three different types of *Prepona* pattern have been referred to for the demonstration of the process. The indicated patterns show each some characters of their own, for which reason to render the comparison easier it proved to be necessary to examine a number of facts which do not

VOL. 11 1930



Text-fig. 3. The diagram of the positional inversion of the third Externa and the eye-spots on the hindwing of the genus *Prepona*. A. The third Externa lies distally from the eye-spots as in the prototype (text-fig. 1, p. 295). B. The third Externa is dislocated basipetally on the veins, the eye-spots pass through it. C. The third Externa has broken off from the eye-spots and is situated proximally from them, its shape shows traces of the vanished contact with the eye-spots. D. The third Externa has acquired its definite shape, the process of inversion is completed. E^3 — third Externa, other letters see text-fig. 1, p. 295.

bear immediately upon the process as e.g. the change of color in the third Externa, the substitution of the eye-spots by the ocellar markings and so on. Therefore I have constructed four diagrams (text-fig. 3 A, B, C, D), in which the process is represented in a possibly pure form, all the said concomitant complications being eliminated.

In all the diagrams the third Externa is made a narrow dark stripe like that in *chalciope* pattern (fig. 3), the eye-spots are made of *lycomedes* size (fig. 17), but their coloration is totally black, which is almost so in some patterns of *laërtes* type (fig. 14).

The first diagram (text-fig. 3 A) represents a sort of combination of figs. 6 and 3 since the shape of E^3 is made similar to that in fig. 6, while all the eye-spots are placed proximally to that stripe as it is the case of *OC1p* in fig. 3.

In the next diagram (text-fig. 3 B) E^3 is figured in a more proximal position except for its parts which adhere the eye-spots and "hold" them like a series of forceps hold the same number of balls as it is the case in the 6th cell in fig. 5 and also in the 5th cell in fig. 11, where *OCm5* replaces the corresponding eye-spot. The general shape of the stripe resembles closely that existing in figs. 5, 11 and partly 14.

In the next diagram (text-fig. 3 C) E^3 has broken off from the eye-spots owing to the further basipetal dislocation of its interveinous portions. The diagram corresponds rather closely to the condition existing in the 3rd, 4th and 5th cells in fig. 13 with its three ocellar markings which are fairly distant from E^3.

The last diagram (fig. 3 D) reproduces rather exactly the interrelations between the eye-spots and E^3 which exist in *Prepona lycomedes* (fig. 17).

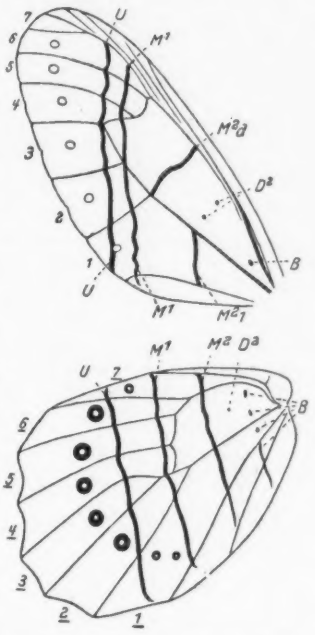
Thus in the diagram 3 A E^3 dies distally to the eye-spots, in 3 B the eye-spots pass through E^3, in 3 C E^3 has broken off from the eye-spots, in 3 D E^3 occupies its definitive position proximal to the eye-spots. The principal feature of the four diagrams is that the characters scattered among a considerable number of the real specimens are combined otherwise than in the latter, and thus it becomes possible to exhibit the whole of the process in question in four figures instead more than in a dozen of them.

The foregoing data and their diagrammatical representation in the text-fig. 3 make plain that a very singular phenomenon takes place on the hind-wings of *Prepona*. The eye-spots or their homologues the ocellar markings gradually pass through the third Externa and come to lie distally from it, thus the final position of the components referred to being inverse to their prototypical position. The process may be called *positional inversion* of components and the above description shows that it is due both to the basifugal dislocation of the ocellar series and the basipetal shifting of the third Externa. Though each of the three patterns of *Prepona* dealt with in the above displays its own form of the process the essence of the latter is undoubtedly identical in all of them.

These facts prove first that the eye-spots of *Prepona* are genuine homologues of the eye-spots of the prototype in spite of their abnormal position and thus the solution of the principal problem of the morphology of *Prepona* pattern is obtained. On the other hand they are interesting from a more general point of view, for they represent a sort of contradiction to the principal criterion of homology, i.e. to that of the position of the parts in

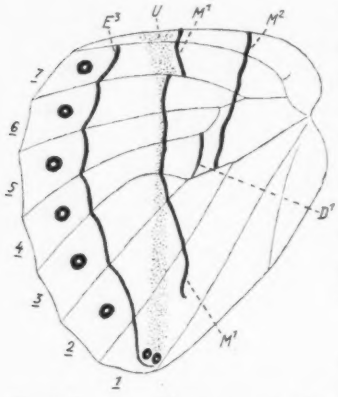
VOL. 11 1930

the organism. The positional inversion of components observed in *Prepona* being an extremely singular process is nevertheless not unparallelled. In the American Satyrid *Pierella* a phenomenon is recorded by me which I have named crossing over of components (1928 a, p. 476). Its essence is demonstrated in the diagram text-fig. 4. On the hindwing of *Pierella* both the anterior and the posterior ends of the eye-spots series cross over the stripe designated *U*, which originates from the Umbra, so that the eye-spots of the Ist and 7th cells lie proximally to *U* while the rest of the series retains its prototypical position which is distal to *U*. Similar is the case in the forewing with the not important difference that only the posterior ends of the two components are crossed over and that instead of the eye-spots there are ocellar markings. The passage of the ocellar components through the stripe *U* in *Pierella* develops very gradually and is dependent upon some general qualities of the components in question and upon the shape of the wings which is discussed in length in the mentioned paper (l. c., p. 484). There are considerable differences between *Pierella* and *Prepona* with regard to the process under consideration. It is the Umbral stripe in the former genus and the third Externa in the latter one which acquire the abnormal position with regard to the eye-spots. In *Pierella* the eye-spots pass through the stripe in the basipetal direction, in *Prepona* they do the same in the basifugal one. Finally in *Pierella* only the ends of the ocellar series perform that transmigration and really cross over the Umbral stripe twice on the hindwing and once on the forewing, for which reason the word crossing over is quite suitable in the case. On the contrary in *Prepona* the whole of the ocellar series passes through the third Externa, so that the condition resulted in cannot be described as crossing over but rather as positional inversion of components. But undoubtedly the essence of the phenomenon is exactly the same in both genera. The condition reached in *Prepona* must be regarded as more advanced than that of *Pierella* since in the former genus none of the eye-spots retains its prototypical position while in the latter only few of them lose it. In other words in *Pierella* the positional inversion



Text-fig. 4. Diagram of positional inversion in the genus *Pierella*. On the forewing the posterior end of the series of ocellar markings crosses over the Umbra (*U*). On the hindwing both the anterior and the posterior ends of the eye-spot series cross over the Umbra. Lettering: M^2d — discal portion of the second Media. $M^2$1 — portion of the second Media in the 1st cell. Other letters see text-fig. 1, p. 295. (After B. N. SCHWANWITSCH, 1928 a.)

is partial while in *Prepona* it is total. This view is especially supported by the fact that in *Prepona chalciope* an actual crossing over or partial inversion takes place which is of the same sort as in *Pierella*. We have seen that *OC1a* and *OC1p* in some *chalciope* are obviously proximal to E^3 (fig. 1), while *OCm2* is distal to the same stripe and were the more anterior members of the series be present they would undoubtedly occupy the same position as *OCm2* does. Thus in *Prepona chalciope* the posterior end of the ocellar series actually crosses over the hind end of the third Externa. To make the interrelations easier to understand, the diagram represented in the text-fig. 5 has been made which differs from the real *chalciope* specimens by the presence of eye-spots in all the cells. The resemblance of that diagram with the crossing over in *Pierella* (text-fig. 4) is selfevident and consequently *Prepona* possesses both the condition of partial positional inversion of components existing in *Pierella* and the more advanced condition of the total inversion.



Text-fig. 5. Diagram of the positional inversion of the eye-spots and the third Externa in *Prepona chalciope*. In the 1st cell the third Externa is distal to the eye-spots (prototypical position), in the remaining ones it is proximal to them (inverted position). E^3 — third Externa, other letters see text-fig. 1, p. 295.

Both *Prepona* and *Pierella* belong to the highest genera in Nymphalidæ and Satyridæ respectively. In both of them a number of other very different modifications of pattern is observed but it is interesting that the most profound modifications follow the same way in both genera, i.e. the components undergoe positional inversion. This most peculiar process represents perhaps the strongest possible deviation of the real patterns from the prototype and of course the genera in which it is displayed may be regarded as most highly specialised. Some further data about the positional inversion and its general consideration will be given in the below.

CHAPTER II. REALISATION OF THE PROTOTYPE IN PREPONA AND AGRIAS.

It will be shown in the chapters VI and VII that the wing-pattern of the genus *Agrias* evolves from that of *Prepona* and that the positional inversion observed in the eye-spots and the third Externa of the latter is the fundamental character of the former as well with the difference that no transitionary conditions like those described in the preceding chapter have been recorded in *Agrias*. It should be accepted therefore that the indicated process

is completed in the *Agrias* hence the latter genus being more advanced than *Prepona* with regard to this character. On the other hand *Agrias* in spite of its high specialisation possesses certain components of the prototype which are absent in *Prepona*. Because the relationship of the two genera is very close it is reasonable to consider them both together in the present chapter dealing with their connection with the prototype.

Let us begin with the peripheric parts of the latter. No first Externa (E^1) in a clear form has been discovered in any *Prepona*. But on the hindwing of *Agrias lugens* (fig. 69), *Agrias sardanapalus* (fig. 70) and *Agrias amydon* (fig. 80) its presence cannot be denied. As to the forewing E^1 *Prepona* affords nothing certain in this direction, some *Agrias* forms show something like a dark stripe along the termen (fig. 94), but owing to some reasons which are out of the scope of this paper. I am not sure in its being E^1, for which reason I prefer not to include this component in the below given formula of the pattern.

VOL. 11 1930

The best representation of the second Externa (E^2) of *Prepona* may be seen in *Prepona deiphile* (fig. 46) on the forewing and in *Prepona lycomedes* (fig. 48) on the hind one. In both of them the stripe is very faint. On the contrary in *Agrias* the hindwings exhibit a pronounced E^2 (figs. 66—70), which may become a very heavy stripe (fig. 80 and the others in the same plate). The forewing of *Agrias* adds nothing to that of *Prepona*.

The component designated third Externa (E^3) has been dealt with in the preceding chapter. We have recorded its prototypical position, i.e. that distal to the eye-spots in few *Prepona* forms (text-fig. 3 A, p. 311), and its subsequent migration into the area proximal to the ocellar series (text-figs. 3 B, C, D). In *Agrias* two other stripes are present distally from the eye-spots series and from the stripe designated E^3 (fig. 70), which have been shown to correspond with the first and second Externæ of the prototype. Consequently in the genera *Agrias* and *Prepona* there are three stripes at the termen. Two of them are constantly distal to the ocellar series, the third one is either proximal or distal to it. Because the latter position of the third stripe is prototypical, it becomes evident that if considering *Agrias* and *Prepona* as a whole the prototypical status in their peripheric wing-zone is the presence there of three stripes which are all situated distally from the eye-spots. If so there is no reason to doubt the correspondence of the three indicated stripes with the three Externæ of the prototype and consequently of the most proximal of them with the third Externa of the prototype. This homologisation could be doubted in the case of discovering one more stripe between the eye-spots and the termen. I did not succeed, however, in obtaining any hint in this direction from the materials at my disposal. The whole of the evidence given seems sufficient to me to consider proved the homology of the third Externa of *Prepona* and *Agrias*. The

following supplementary data are also favouring it. A typical well pronounced Umbra (*U*) adheres E^3 proximally in *Prepona pylene* (fig. 23) or passes at some distance from it (fig. 17). The indicated coalescence of the Umbra with the third Externa is one of the most common modifications of those components and occurs e.g. in many patterns of *Satyrus* (cf. figs. 2, 4, 148, 150, 152 in my paper of 1929 a). In the same genus and also in the genus *Œneis* the third Externa is much less liable to elimination than the second one. This is also the case in the Nymphalid genera *Perisama* and *Orophila* (cf. figs. 7 and 15 in my paper on the *Catagramma* group of genera, 1930). Some unpublished data at my disposal also prove the greater stability of the third Externa compared with the other two. This is in accordance with the fact that in *Prepona* the supposed third Externa is almost the only present out of three of them. The modifications of the stripe under consideration described in the preceding chapter are also in accordance with the data obtained in the other genera. Namely the concave form of the cell-portions (fig. 17) is very common in Nymphaloids and Satyrids, the bracket-like cell-portions (fig. 48) being less frequent than the concave ones occur also in some genera as e.g. *Neope* (cf. E^3 in fig. 1 in my paper on *Rhaphicera* 1928 b) and finally the convex shaped E^3 cell-portions (fig. 6) are very typical of the genera *Satyrus* and *Œneis* (figs. 113 and 166 in my paper of 1929 a) and of some other ones though not being dependent upon the eye-spots in any of them.

All the above said about the third Externa of *Prepona* refers the hindwing. As to the forewing E^3 is well developed in many *Prepona* patterns as e.g. figs. 18 and 20 and all the forewings in the plate II. The stripe undergoes on the forewing a certain very peculiar modification to be considered below and it is very likely that the enumerated forewings exhibit already the modified condition of the stripe which is suggested by the very proximal position of the latter. In *Prepona gnorima* (fig. 33) the indicated modification has scarcely begun in the anterior cells and in this specimen the most prototypical position of the stripe is represented which I was able to discover in the materials at my disposal. On account of the below described data (p. 388) it seems very likely that E^3 of *Agrias narcissus* (fig. 87) also has not undergone the indicated modification and therefore represents one of a very few cases of the prototypical position of the third Externa in the two genera dealt with. The red coloration of the posterior cell-portions of the stripe should be mentioned which does not interfere, however, with the homologisation.

The whole of the above evidence is sufficient I believe to consider as proved the homology of the component designated E^3 in *Prepona* to the third Externa of the prototype.

THE WING-PATTERN OF PREPONA AND AGRIAS

The eye-spots in *Prepona* are very well developed on the hindwing and the specimens are not unfrequent which possess complete series of eye-spots including the reduplication of the ocellar component in the 1st cell (figs. 50, 52, 62). The presence of a complete eye-spots series is a rule in *Agrias* (figs. 66—70, 75—86). On the contrary on the forewing of both *Prepona* and *Agrias* I was not able to discover any traces either of eye-spots or of ocellar markings. Thus as far as the materials having been at my disposal are concerned, the ocellar series has totally disappeared from the forewing of *Prepona* and *Agrias*. On account of this the formula of the eye-spots of the two genera is:

$$\frac{OC\ (- - - - - - - - - -)}{OC\ (1.\ 2.\ 3.\ 4.\ 5.\ 6.\ 7)}$$

VOL. 11 1930

The Umbra (*U*) of the hindwing of *Prepona* has been mentioned several times in the above and it has been shown that the component is very typical in some cases (figs. 19, 23, 25, 26). On the forewing the Umbra is less pronounced but e.g. in fig. 38 it exhibits rather a characteristic condition and the white interspace between the Umbra and the first Media (M^1) is present which I have named Umbro-Medial interspace and which belongs to the most typical features of some *Satyrus* patterns (cf. my paper of 1929 a, fig. 132). In *Agrias* an undoubted Umbra has been recorded on the hindwing only (fig. 66).

The system of Mediæ (M^1, M^2) is very well pronounced in both wings of *Prepona chalciope* (figs. 18, 19), but this butterfly deviates from the prototype in having generally too rectilinear Mediæ. Moreover M^2 is pierellised (see chapter III, p. 344) on the forewing, so that its discal portion ($M^2 4$) is broken off from the postdiscal one (M^2) while M^1 of the hindwing shows a marked basipetal dislocation along the 7th vein. In *Prepona brooksiana* (fig. 20) and also *P. deiphile* (fig. 46) M^1 is following a more prototypical direction than in fig. 18 in spite of some minute dislocations of its cell portions. M^1 on the hindwing of *Prepona amphitoë* (fig. 21) in spite of the presence of the mentioned dislocation in the 7th cell is more prototypical than that of *Prepona chalciope* (fig. 19), as it forms in the former species a marked protrusion in the 4th and 5th cells, thus resembling though not quite exactly the shape of the first Media of the prototype. The numerous small distortions of M^1 so conspicuous in fig. 21 are almost absent in *Prepona demophon* (fig. 26), which represents a considerable approximation to the prototype with regard to the first Media except for the anterior part of the component, the latter being situated more proximally than in the prototype. Thus it is fairly obvious that the distinctions are not great between the first Mediæ of *Prepona* patterns and that of the prototype.

The second Media is interrupted on the forewing of *Prepona chalciope* (fig. 18) owing to the basifugal dislocation of the discal portion of the component ($M^2 4$). It should be pointed out here that the discal portion of the second Media is designated $M^2 d$ in some of my previous publications. In the present one I prefer to designate it $M^2 4$. The reason of this is that when the discal cell is "open" owing to the elimination of the discal vein connecting the 4th and 5th veins the area of the 4th terminal cell and that of the discal one are fused together and represent a single cell as it were extending from the termen to the basis of the wing. On the other hand it is convenient to keep the letter *d* for marking the distal halves of the components which often originate from those of the prototype by the way of division. An uninterrupted condition of M^2 is visible in *Prepona laërtes* (fig. 40, $M^2 2$, $M^2 4$), in which also $M^2 4$ is not approximated to the discal vein. It should be emphasized that the 2nd cell portion of the stripe ($M^2 2$) is very frequent in *Prepona* though it is not so in many other genera. A fairly prototypical aspect of the second Media ($M^2 2$, $M^2 4$) is also seen in *P. buckleyana* (fig. 89). Thus it is not difficult to derive the second Media of the *Prepona* forewing from that of the prototype.

On the hindwing the state of things is not so simple since the component undergoes certain very singular modification which will be discussed in the below description. In *chalciope* (fig. 19) M^2 is continuous but firstly it lacks the 1st cell-portion, secondly the second Discalis is absent so that the interrelation between the last named component and the discal portion of M^2 is not clear if restricting ourselves to the *chalciope* pattern. As to the $M^2 1$ portion it is present in many *Prepona* patterns (figs. 23, 28 and others) and also in *Agrias* (fig. 67). The discal portion of the stripe ($M^2 4$) is present together with the second Discalis (D^2) in *Prepona demodice* (fig. 27) and in spite of the interruption which is very conspicuous in $M^2 4$ it is plainly visible that the component is situated distally to D^2, which fact is in accordance with the condition existing in the prototype. Thus the hindwing M^2 of *Prepona* may be also derived from the prototype.

The first and second Mediæ of *Agrias* are strong on both wings. Since, however, I did not met them in unmodified condition, the description of the stripes will be given in the chapters VI and VII.

Passing now on to the Discalia it should be said first that the majority of *Prepona* exhibit very fine first Discalis on both wings (D^1 in figs. 20, 21, 22, 23, 24, 25 and many others) and that in *Prepona werneri* (figs. 24, 25) they are subdivided into distal and proximal halves each, which is in accordance with their representation in the prototype (text-fig. 1, p. 295). In *Agrias* D^1 is very strong on both wings (figs. 69, 94). On the hindwing of *Agrias* even the portions of D^1 may be present which are situated in the 5th and 6th cells as it is the case in *Agrias salvini* ($D^1 a$ in fig. 66). The

anterior of them can break off from the rest and represents in *Prepona laërtes* an independent spot placed in the basal corner of the 6th cell (figs. 15, 30, 31).

The second Discalis (D^2) of *Prepona* is mostly modified. In either fore- and hindwings it represents a couple of independent spots (figs. 20—25), the anterior spot being situated more proximally than the posterior one. This division into two halves is very constant in *Prepona* and seems to be an absolute rule in *Agrias*. Because on the hindwing of the latter genus the two halves of D^2 follow quite different ways in their evolution; they are designated by a separate index each: D^2a is the second Discalis anterior and D^2p is the second Discalis posterior (figs. 66—69). On the forewing the common index D^2 is left (figs. 87, 91—94). On the forewing of some *Prepona,* however, the two halves are fused together and thus the more prototypical status in D^2 is the result. This is plainly visible in *Prepona buckleyana* (fig. 89). The correspondence of the component in question with the second Discalis of the prototype seems doubtless. In the first place the position of the component between $M^2 4$ and the basis of the wing at a considerable distance from the latter is in full accordance with the supposed homology of it. On the other hand the division of D^2 into anterior and posterior halves does occur in other Nymphalidan genera and is especially typical of *Apatura* and *Charaxes* (cf. *D*II in the figs. 7—10 of the last named genus in my paper of 1926). Thus both D^1 and D^2 are undoubtedly existing in *Prepona* and *Agrias*.

The Basalis (*B*) of the hindwing is present in the discal cell of *Agrias intermedia* and *A. lugens* (figs. 68, 69). Because some very complicated processes develop in the discal cell of *Agrias* the question of the homology of *B* in Agrias will be treated below together with the said processes. It should be only pointed out here that the homology of Basalis of *Agrias seems* quite doubtless and that beyond of the discal cell the component may be also present in the 8th one (fig. 70), where it represents a tiny stripe near the wing margin. The Basalis of the forewing has been recorded only in *Prepona werneri* (fig. 24). The component does not exhibit in *werneri* its most typical appearance but its presence cannot be denied.

The first and second Granulatæ (G^1, G^2) have not been recorded in any *Agrias* or *Prepona* having been at my disposal.

On the hindwings of some *Agrias* (figs. 76—80) pronounced Venosae (*V*) are running along the two posterior veins. In some of the specimens (fig. 76) the stripes are very heavy, the most typical condition of the stripes is seen in fig. 78. The Intervenosæ (*I*) are present in the anterior cells of the forewing of *Agrias hewitsonius* (fig. 97). In the posterior cells the indicated stripes are strongly broadened and fuse with each other, thus deviating considerably from the prototypical condition. Because in the anterior cells

VOL. 11 1930

the components seem to be typical enough their correspondence with the Intervenosæ of the prototype may be accepted. In *Prepona* no longitudinal components have been discovered. Thus if taking the group *Agrias-Prepona* as a whole the existence of Venosæ on the hindwing and of Intervenosæ on the forewing should be accepted.

The pattern formula of *Prepona chalciope* (figs. 18, 19) is the following:

$$\frac{--E^3.\,OC\,(----------)\;U.\,M^1.\,M^2.--D^1.\,D^2.-|--}{---E^3.\,OC\,(1.\,--------)\quad U.\,M^1.\,M^2.--D^1.\,--|--}$$

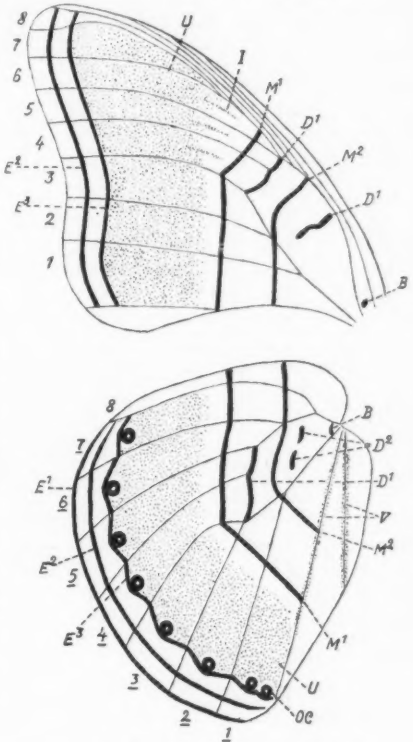
The indexes of the following components may be added to this formula: E^1 of the hindwing which is recorded in some *Agrias* (figs. 69, 70, 80), E^2 of the forewing which is present in *Prepona deiphile* (fig. 46), E^2 of the hindwing which is present in many *Agrias* (figs. 66—70), *OC* (1. 2. 3. 4. 5. 6. 7) of the hindwing which are present in the same *Agrias* and in some *Prepona* (fig. 62), D^2 of the hindwing which is present in many *Prepona* (fig. 25) and *Agrias* (fig. 66), *B* of the forewing which is present in *Prepona werneri* (fig. 24), *B* of the hindwing which is present in several *Agrias* (fig. 70), *V* of the hindwing which is present in *Agrias* too (fig. 78) and *I* of the forewing which is present in *Agrias hewitsonius* (fig. 97). On performing this addition the following pattern formula of the two genera under consideration is obtained:

$$\frac{-E^2.\,E^3.\,OC\,(----------)\;U.\,M^1.\,M^2.--D^1.\,D^2.\,B.|-I.}{E^1.\,E^2.\,E^3.\,OC\,(1.\,2.\,3.\,4.\,5.\,6.\,7)\quad U.\,M^1.\,M^2.--D^1.\,D^2.\,B.|\,V.-}$$

The formula of the prototype (p. 295) consists of 41 components. The above given formula of *Prepona* and *Agrias* contains 26 of them, i.e. more than a half of the total number. Borning in mind that both genera belong to the highest in their family, their formula should be considered as a very complete one. It is worth of noting that in the genera *Satyrus* and *Œneis* which are of course very far from being so highly specialised as *Prepona* and *Agrias* the corresponding numbers obtained in my previous paper are 27 and 26 resp. (1929 a, pp. 570, 628), i.e. there is almost no difference between the two indicated genera of palæarctic Satyridæ and the two genera which are the subject of the present paper. Thus the connection of the patterns of *Prepona* and *Agrias* with the prototype is doubtless and the realisation of the latter within these genera should be regarded sufficiently complete. As to the components wanting in *Prepona* and *Agrias* the absence of Granulatæ does not seem very important as these components do not belong to the frequent ones. More important is the absence of the first Externa on the forewing. But on the one hand the component is present on the hindwing, on the other hand it is not unlikely that the future research will discover the existence of this stripe on the forewing too. The most

important is of course the absence of the eye-spots on the forewing. This gives the impression of a very constant fact and is in accordance with some unpublished data at my disposal, which show that the eye-spots have totally disappeared from the forewing of another highly specialised group of South American Nymphalids, namely that of *Catagramma* and allied genera, while like *Prepona* and *Agrias* the eye-spots are very strong on their hindwing, as I have shown it in my previous paper (1930, p. 121). Hence the probability does not seem very great to discover the ocellar series on the forewing of the two last named genera. But even this cannot precent us from saying that the connection of the patterns of *Prepona* and *Agrias* with the Nymphaloid prototype is doubtless and that the realisation of the latter within these genera is sufficiently complete.

On the basis of the above data a hypothetical proto-pattern may be constructed (text-fig. 6) which corresponds to the formula of *Prepona* and *Agrias* and demonstrates the connection of their patterns with the prototype in more evident way than wordy explanation.



Text-fig. 6. The hypothetical "proto-pattern" composed of all the components of the prototype recorded in *Prepona* and *Agrias*. It corresponds to the formula:

$$\frac{-\ E^2.E^3.OC\ (-\!-\!-\!-\!-\!-\!-\!-\!-\!-)\ U.M^1.M^2.--D^1.D^2.B.|-I.}{E^1.E^2.E^3.OC\ (1.\ 2.\ 3.\ 4.\ 5.\ 6.\ 7)\quad U.M^1.M^2.--D^1.D^2.B.|V.-}$$

Lettering see text-fig. 1, p. 295.

CHAPTER III.

MODIFICATIONS OF THE PATTERN COMPONENTS IN PREPONA.

We have seen in the two foregoing chapters which is the connection of *Prepona* pattern with the prototype and which is the remarkable phenomenon of the positional inversion of components enabling to establish the said connection. Some other modifications principally in the third Externa have been referred to when describing the indicated inversion. A number of other modifications of the prototype have to be considered now. The corresponding materials are arranged as

follows. In the present chapter several modifications will be dealt with which develop more or less independently in different components of the prototype. In the two next chapters two patterns will be described which may be called *werneri* and *meander* patterns according to the names of the corresponding species of *Prepona*. The indicated patterns exhibit each a number of various modifications in their components which seem all to be directed to result in a certain peculiar final condition.

§ 1. THE THIRD EXTERNA.

In the chapter I several modifications of the third Externa are referred to. We have seen that the stripe can undergo broadening and lightening (p. 301), its cell-portions can become either convex, or concave, or bracket-like (p. 310). Two more modifications have to be examined in this paragraph. One of them consists of some peculiarities in the behaviour of the anterior portion of the stripe on the hindwing, another belongs to the most wonderful facts observed in the wing-pattern and may be described as formation of false eye-spots.

A. Anterior portion on the hindwing.

The most anterior portion of the third Externa (E^3) on the hindwing shows some qualities departing from those of the rest of the stripe.

In *Prepona chalciope* (fig. 3) the portion of E^3 which lies in the 7th cell does not differ materially from the more posterior portions. In *Prepona antimache* (figs. 5—8) the 7th portion of the stripe is designated by the upper of the two lines diverging from the index E^3, while the lower of them indicates the portion situated in the 6th cell. It is plainly visible that the two said portions of E^3 are almost continuous in all the enumerated figures and quite so in fig. 7, but nevertheless the 7th portion is markedly dislocated in the basipetal direction and obviously tends to break off from the 6th one. In figs. 9 and 10 the interrelations are somewhat clearer owing to the fact that E^3 and Umbra (U) are not in contact, thus differing from the four specimens just referred to. It is obvious that in fig. 10 the 7th E^3 portion has broken off from the 6th one and thus generally from the rest of the stripe. In fig. 9 the distance between the 7th and the 6th cell-portion of E^3 has increased compared with the fig. 10.

Further development of the process is observed in *Prepona lycomedes*. In fig. 48 the 7th cell portion and a small portion which lies before the 8th vein and may be named the 8th E^3 portion are continuous and are designed $E^3(7.8)$. It is evident that $E^3(7.8)$ is separated from the rest of the stripe (E^3) resembling most closely the condition described in *Prepona*

catachlora (fig. 9). It should be emphasised, however, that the structure of E^3 (7.8) in fig. 48 does not differ from that of the rest of the stripe. Namely E^3 (7.8) is bracked-shaped and colored light brown with scattered black dots, thus resembling especially the E^3 portions situated in the 2nd and 3rd cells. In another *lycomedes* specimen (fig. 63) the position of E^3 (7.8) is nearly the same but the component has become very dark and broad, thus contrasting with the rest of the narrow and pale stripe. A third *lycomedes* specimen (fig. 17) represents a sort of transition between the two others especially in its $E^3$8 portion not being broadened. To establish the homology of E^3(7.8) in fig. 63 would be difficult without the previous consideration.

Suppose now the pale E^3 of *lycomedes* (fig. 63) to be totally vanished from the pattern, the 8th cell portion of E^3 (7.8) to be also lost and its 7th cell-portion to become narrow again. This would be the condition observed in *Prepona amphimachus* (figs. 50, 52, 60) and some *Prepona meander* (fig. 62). In all of them $E^3$7 is the only remnant of the third Externa with the exception of fig. 50, in which the suffused band accompanying the eye-spots series may be regarded as vanishing E^3. In typical *meander* specimens the distal half of the hindwing undergoes a characteristic darkening, which will be considered in the chapter V. But the interspace between $E^3$7 and the 7th eye-spot remains light in them (fig. 54). Especially interesting is fig. 56, in which $E^3$7 has totally lost its black pigment and is of the same coloration as the surrounding brown area. Nevertheless the typical concave outline of the component is easily distinguishable and hence the origin of the light marking lying in the dark area of the *meander* wing is obvious.

It should be noted moreover that $E^3$7 can approximate very closely the corresponding portion of the Umbra [U(7.8)] which is the case e.g. in fig. 62.

Thus the foregoing description shows that the qualities of the anterior portion of the third Externa deviate considerably from those of the rest of the component.

B. False eye-spots.

The cases of division of stripes into parts, especially into cell portions, are very common in the evolution of the wing-pattern of butterflies. The case to be considered now is surely one of the most wonderful.

In the fig. 33 the forewing of *Prepona gnorima* is represented. Its third Externa (E^3) exhibits rather a prototypical habitus, i.e. distal position in the five posterior cells with the exception of the 3rd cell, where a tongue-like basipetal protrusion is formed near the 4th vein. The case is different in the more anterior cells. In the 6th cell there is a pair of basipetal protrusions at the 6th and 7th veins which are similar to the just described one in the

VOL. 11 1930

3rd cell. In the 7th cell almost the whole of the stripe is placed on the level with the proximal ends of the three indicated protrusions. The result is that the condition existing in the anterior cells may be better described if saying that in the 6th cell the third Externa has dislocated basipetally but forms a loop-shaped distally directed projection which is designated E^3c6 in the figure. Evidently the case is similar in the 3rd cell as besides of the above described protrusion near the 4th vein there is another near the 3rd one. Though the last named protrusion is very short it is plainly visible and accordingly in the 3rd cell a distally directed loop is developing which is quite similar to E^3c6 being only shorter.

Further development of the process exhibits another *gnorima* specimen (fig. 34). Beyond of E^3c6 which differs with the preceding specimen in being strongly constricted at the base, there are three other loops, E^3c3, E^3c4, E^3c5, which are all in about the same condition as E^3c6 in fig. 33. Besides this there is E^3c7, which has quite separated from E^3 as it will be shown in the below. The essence of the process is evident. The main part of E^3 undergoes a strong basipetal dislocation, while the intervenous portions of the stripe are stationary, and therefore a loop arises in each cell which tends to break off from the dislocating maternal component. The distal ends of the loops exhibit each a minute concavity, the latter being noticeable in the preceding specimen (fig. 33) as well and thus showing clearly that many loops are maturing in it. Because every loop displays its own "tempo" of breaking off from the third Externa it is very difficult to elect even among the rich materials a series of specimens which would show similar stages of development in all the loops of a given individual. Generally the number of the broken off loops increases in the series of specimens from fig. 34 to fig. 40, but to follow the process more exactly we have to examine each loop separately.

E^3c3 begins to develop in the 3rd cell in fig. 33, it is well developed in fig. 34, shows a neck-shaped constriction in fig. 35, has just broken off from its maternal stripe E^3 in fig. 41, is fairly distant from E^3 in fig. 36 and still more so in fig. 44.

E^3c4 is absent in fig. 33, represents a short protrusion in fig. 35, has become elongated in fig. 34, has undergone constriction at the base in fig. 36 and has broken away from E^3 in fig. 39.

E^3c5 is scarcely indicated in the 5th cell in fig. 33, is shaped finger-like in fig. 35, displays a typical neck in fig. 36, the latter has nearly vanished in fig. 42 and quite so in fig. 38. Finally in fig. 39 E^3c5 is fairly distant from E^3.

The development of E^3c6 begins from a somewhat later stage. In fig. 33 E^3c6 is already well developed. In fig. 34 it is still longer and shows a typical constricted neck. In fig. 35 the neck represents nothing but a very

narrow line. In fig. 36 E^3c6 has broken away from E^3, in fig. 39 the two are considerably distant.

E^3c7 begins with the stage of a very long neck in fig. 37. The neck is interrupted in fig. 36, but it is interesting that a considerable remnant of it is present between E^3c7 and E^3, which represents a rather long and somewhat distorted longitudinal stripe. In fig. 35 E^3c7 has quite separated from E^3, but some trace of the connection of the two still persists viz. E^3 forms a well marked distally directed denticle, while E^3c7 bears a small denticle at its proximal side. None of those denticles exist in fig. 34, the two components being thus very distant.

E^3c8 can be either absent (figs. 33—36), or be rudimentary dot (fig. 40), or represent a fine small ring (figs. 37, 42, 44). No traces of its connection with E^3 are present, but it seems quite doubtless that the origin of the component in question is similar to that of its above described homologues.

VOL. 11 1930

Let us now pass on to the two most posterior members of the series under consideration which lie in the 1st and 2nd cells.

The development of E^3c2 is particularly gradual in the beginning. In fig. 33 the future E^3c2 (not lettered in the figure) is indicated by the pair of small distally directed protrusions in the 2nd cell. In fig. 34 its outline has become clearer owing to the basipetal dislocation of E^3 along the 3rd vein. In fig. 44 the said dislocation has advanced and still another has begun along the 2nd vein. In fig. 42 the last named dislocation has also advanced and thus E^3c2 is fully developed. In fig. 41 the characteristic constriction deserves attention, in fig. 39 E^3c2 is still connected with E^3 by a vanishing line and finally in figs. 40 and 38 the two components are quite separate. It is worth of noticing that E^3c2 is inclined to coalesce in a singular way with the posterior part of its maternal E^3 cell-portion. This may take place either after the above described separation as e.g. in figs. 45 and 37 and result in such peculiar patterns as e.g. that observed in fig. 36. The derivation of the E^3c2 condition in fig. 36 from that in fig. 37 does not require any further explanation. Or the coalescence is observed before the separation of E^3c2 from E^3, which is the case in fig. 35. The singular pattern existing in the 2nd cell in fig. 43 is an obvious derivative of the condition observed in fig. 35.

Finally E^3c1 is mostly absent. But it is sufficiently well marked in fig. 40, while fig. 38 exhibits the beginning of its development.

The foregoing description proves that the regular circles which in fig. 39 form a fine series in the area listal to the third Externa originate from the said stripe. The origin is very simple. We have seen that the main part of E^3 undergoes basipetal dislocation while certain intervenous portions of the stripe remain stationary, which results in the formation of the loops, the latter become then "pedunculated" and finally break away from the

dislocating stripe. The dislocation of E^3 is out of doubt and may be demonstrated as follows. In fig. 33 the area between E^3 and the termen is about twice as narrow as that between E^3 and M^1. On the contrary in fig. 39 the former area is considerably wider than the latter. On comparing the breadth of the area between E^3 and M^1 in fig. 33 with that in fig. 39 it is plainly visible that the latter has become considerably narrower than the former. Meanwhile the interrelation of the areas between E^3 and the termen if compared in the same specimens proves to be just as opposite.

Two portions of the third Externa show particularly strong basipetal dislocation. One of them lies in the 7th cell. In fig. 33 E^3 crosses the 7th cell very far from its base. In fig. 34 E^3 is shifted to the very basis of the 7th cell. Another portion is that lying in the 3rd cell. In the majority of the specimens figured it is more dislocated than its two neighbouring portions (cf. figs. 33, 34, 39, 41, 42). In fig. 43 it has dislocated still more, which is especially evident owing to the narrowing of the interspace between the component in question and the 3rd cell-portion of the first Media ($M^1 3$). In fig. 44 the 3rd cell-portion of E^3 is designated $E^3 3$. Its distance from $M^1 3$ has become very short and similarly to the majority of the other specimens it is bracket-shaped. Finally in fig. 45 the posterior half of the $E^3 3$ bracket has fused with $M^1 3$ and thus the complex component $E^3 3 + M^1 3$ has arisen which shows a very peculiar form. The anterior half of the bracket remains intact, but it is worth of remembering that owing to the strong dislocation it lies almost on the level with the M^1 portion of the 4th cell.

Thus the basipetal dislocation of the third Externa is doubtless. It is the strongest in the anterior cells, that is why the $E^3 c8$ and the $E^3 c7$ are the first which arise. On the contrary the posterior end of the stripe shows but slight inclination to dislocate and therefore well developed $E^3 c1$ is less frequent than any other $E^3 c$. Also $E^3 c4$ is considerably backward in its separation from E^3 and is mostly in pedunculated condition. This might be perhaps explained as follows. The imaginary line which the dislocating E^3 tends to occupy seems to be roughly parallel with the first Media, i.e. bent outward in the 4th cell, while the series of the External rings ($E^3 c$) is generally parallell with the termen. Therefore the two indicated lines show in the 4th cell the maximum approximation to each other. The described interrelations are represented in a fairly clear form in *Prepona pylene* (fig. 22). In this specimen E^3 is considerably broader than the $E^3 c$ series and it is plainly visible that the latter runs parallel with the termen while the dislocated E^3 is rather exactly parallel with the first Media (M^1). The result is that the two anterior E^3c are very distant from E^3, $E^3 c6$ lies a little nearer, $E^3 c5$ lies considerably nearer to E^3 and finally $E^3 c4$ is situated at a very short distance from the maternal stripe. $E^3 c3$ shows again a great distance from E^3, $E^3 c2$

lies, however, much closer to it and finally in the 1st cell the corresponding component is totally merged into the broad E^3. Only its place is marked by the light oval area near the distal margin of the 1st E^3 cell-portion.

One might suppose that beyond of the basipetal dislocation of E^3 dealt with in the above the E^3c series perhaps moves in the opposite direction, not being thus stationary as it is accepted in the foregoing. A rather distal position of e.g. in fig. 36 as compared with the undislocated parts of E^3 in fig. 33 seems to favour this admission. Some special complicate measurements are indispensable to elucidate this question, that work being out of scope of the paper. But it is quite obvious that if even the E^3c series shifts in the basifugal direction that dislocation is very small and cannot play a great role in the development of the singular pattern components under examination.

The above description shows that the third Externa on the forewing of *Prepona* undergoes basipetal dislocation. We have seen in the chapter I (text-fig. 3, p. 311) that on the hindwing of *Prepona* the same component undergoes similar dislocation. There is a considerable difference between the two cases. On the hindwing the eye-spots pass through the dislocating stripe while the latter does not give origin to any supplementary components. On the forewing no eye-spots exist and a new component of serial character arises from the third Externa. But the essential is the same in both wings, viz. the third Externa displays the strongest tendency of basipetal dislocation. There is one more resemblance of the two wings concerning this modification. The result of the process in question on the hindwing is that the terminal zone of the wing is bordered by the well developed stripe E^3 and a series of circular components viz. eye-spots lies distally from that stripe (cf. figs. 15, 16, 17). It is not difficult to show that on the forewing there is a very similar status. The terminal zone bordered by the well marked E^3 is represented at its best in figs. 39 and 40. As to the character of the E^3c series the following should be emphasised. The External circles after having separated from E^3 often are shaped either reniform (cf. E^3c2 and E^3c6 in fig. 40), or eight-like (cf. E^3c3 in fig. 37), or represent some derivatives from the two indicated forms. But in some other cases they exhibit the shape of fairly regular ovals which does not deviate very much from that of a circle. This is the case in the four anterior E^3c in figs. 39 and 44, in the two anterior E^3c in fig. 43 and in E^3c8 in fig. 37. Thus the components in question justify their name of the External rings or the External circles (Circuli Externales ore more exactly Circuli originating from the third Externa, E^3c). It is evident that the External circles shaped like this imitate very closely the eye-spots. The two best examples of this imitation are given in figs. 39 and 40. In the latter the E^3c series is remarkable in its absolute completeness since even the rare E^3c1 and the not frequent though rudimentary E^3c8 are present. But the components themselves are far from

VOL. 11 1930

being of a really circular form. In the former the series is less complete as it lacks E^3c1 and E^3c8. But the present members of the E^3c series are shaped remarkably regular. Beyond of the four anterior circles already mentioned the E^3c2 and E^3c3 components though exhibit some traces of the reniform condition are more approximating to the circular form than their anterior homologues, not being so elongated as the latter. Because the reniform E^3c components show much more traces of the origin from the third Externa than the oval ones I consider the latter form to be higher specialised than the former. It should be pointed out moreover that the genuine eye-spots of *Prepona* may be also oval (fig. 16) or reniform (fig. 8), that not being unfrequent in many other Nymphalidan genera too. The position of the E^3c series is also worth of noticing. It is quite obvious that it corresponds fairly exactly to the position which the eye-spots would occupy if they were present and performed the same positional inversion with E^3, which is the case on the hindwing.

Turning now to the comparison of the structure of the E^3c rings with that of the eye-spots a considerable distinction should be drawn between the two. Typical eye-spots represent heavy spots centered with a small mostly white pupil contrasting with the darker ground color which surrounds the eye-spots. The E^3c rings of *Prepona* are really rings in which the dark pigment is restricted to the narrow peripheric zone, while the light central area by no means resembles a pupil being firstly very spacious and secondly not differing by its coloration from the ground color of the wing.

Thus the components in question being totally different from the eye-spots concerning their homology exhibit a number of characters resembling the eye-spots most closely. The general likeness of the two is out of doubt especially in such "perfect" specimens as that represented in fig. 39. Therefore it is quite reasonable to call them "false eye-spots" meaning by this that some highly specialised derivatives of the third Externa imitate the genuine prototypical eye-spots. It should be pointed out that the present case of the imitation of eye-spots does not stand alone. In *Satyrus palæarcticus* I have described a series of oval components which resemble the eye-spots rather closely but owe their origin to the coalescense of the cell portions of the third Externa and the first Media (1929, p. 576, figs. 32—37). Also in my last paper (1930) I have described in *Cyclogramma* and some related genera of South American Nymphalidæ a peculiar component which represents a portion of the first Media broken away and imitates very exactly the particular form of the prototypical Circuli which surround the eye-spots in those genera.

Two factors seem to be responsible for the development of the E^3c series in *Prepona*. One of them influences the third Externa in such a way that the stripe is dislocating in the basipetal direction. The basipetal

dislocation of the third Externa is not unfrequent. Several forms of it are described in my *Satyrus* monograph (1929 a, pp. 573, 575, 576, 578) and in my paper on the *Catagramma* group just mentioned (1930). Some of those modifications result in very singular and highly specialised patterns. It is most likely that the factor at work is the same in all the cases, including *Prepona*. The nature of another factor influencing the third Externa of *Prepona* seems to be of quite a different sort. This factor stops as it were the small intervenous portions of the stripe in every cell of the forewing and prevents them from following the dislocating main portion of the stripe. The described break of the third Externa is the natural result of the work of the two factors working so to say in the opposite directions. It is not unlikely that the subsequent acquisition of the oval form by the E^3c components is also due to the influence of the second factor. Generally its nature may be very interesting. It should be pointed out first that the area of its activity is localised very exactly viz. it corresponds to the area where the eye-spots must lie. On the other hand we have seen that neither eye-spots nor ocellar markings are existing on *Prepona* forewing. The two indicated facts suggest the idea that perhaps the factor in question has something in common with the ocellar series (i.e. eye-spots or ocellar markings). The emphasis should be laid on the fact that the ocellar series is thoroughly differing from the other prototypical components in its being a c e l l u l a r s e r i e s and not a stripe. Because the ocellar series and the eye-spots particularly are of a very complex nature it is reasonable to suppose that they are governed by a number of factors. The presence of eye-spots might be supposed dependent upon one factor, their circular shape upon the other one. Let us suppose now the power of the last named hypothetical factor to be very great and the components totally wanting which are the usual object of its action. This may be the case of *Prepona forewing* with its lack of eye-spots. If so one might admit that the factor in question would influence any other components which happen to be situated within its area. This is the case of the third Externa transmigrating from the peripheric area of the wing into more proximal one just across the area of the eye-spots and of the hypothetical factor. The latter attracts some part of the "substance" of the third Externa and "moulds" it so that a serial arrangement is resulted in and that the members of the series become oval or circular. The imitation of the eye-spots series thus arisen is very perfect owing to the fact that it is due to the action of the same factor which governs the eye-spots when they are present. On the other hand the imitation is not exact owing to the fact that the third Externa has a number of properties which differ thoroughly from those of the eye-spots. This somewhat abstract consideration may serve a working hypothesis in some future

VOL. 11 1930

more profound investigation of the mechanism of the wing-pattern and at the present moment gives perhaps a better idea about the facts referred to than their simple description.

§ 2. EYE-SPOTS.

The most interesting data concerning the eye-spots of *Prepona* viz. their passage through the third Externa are dealt with in the chapter I. In this paragraph we have to consider the combinations of the eye-spots and a rather singular modification which may be called lightening of eye-spots.

A. Combinations.

It has been shown in the above that the genus *Prepona* possesses complete series of the eye-spots on the hindwing *OC* (1. 2. 3. 4. 5. 6. 7) and that some representatives of the genus show complete ocellar series corresponding to this formula (figs. 50, 52). But incomplete eye-spot series are also not unfrequent. The 7th eye-spot is especially liable to elimination in the polynome series of some species (figs. 5, 6, 7—10, 17, 21). There are also oligonome series as e.g. that in fig. 26, while in fig. 3 practically one small eye-spot (*OC1p*) is present, the remaining being either replaced by the ocellar markings (*OCm1a, OCm2*) or totally absent. But of course the most typical case of *Prepona* is the eye-spot series consisting of a pair of eye-spots lying in the 2nd and 6th cells and thus corresponding to the formula *OC* (— 2. — — — 6. —). This is readily seen in *Prepona pylene* and *P. werneri* (*OC2, OC6* in figs. 23 and 25) and also in *P. laërtes* and other species represented in figs. 11—16. In all the enumerated forms the 2nd and 6th eye-spots are of a large size and exhibit pronounced pupils, while the ocellar markings are mostly present in the other cells, though some of the latter may be quite empty (fig. 15). Some rudimentary eye-spots also occur that being the case in the 1st cell in fig. 15 and in the 5th cell in fig. 14. But in any case the preponderance of the 2nd and 6th eye-spots is obvious in *Prepona.*

It should be pointed out here that the binomial eye-spot series i.e. consisting of two eye-spots only are typical of a number of Nymphaloid genera. I have shown in my paper on *Satyrus* that in both the anterior and the posterior wings the 2nd and 5th eye-spots exhibit a much greater stability than the other ones (1929 a, p. 584). The same binomial formula *OC* (— 2. — — 5. — —) occurs in some other Satyridan and Nymphalidan genera as well. In the *Catagramma* group of the South American Nymphalids the 2nd, 3rd and 6th eye-spots are very stable and the formula *OC* (— 2. — — — 6. —) occurs on the hindwing of *Catagramma pitheas* (fig.

107 in my paper of 1930). In Brassolidæ the formula *OC* (— 2. — — — — 7) seems to be typical of the hindwing (cf. fig. 15 in my paper of 1924). Thus it is evident that the elimination of the greater part of eye-spots as observed in *Prepona* and the formula *OC* (— 2. — — — 6. —) resulted in resemble very closely, or even exactly the combinations of eye-spots which occur in other genera and consequently the facts dealt with bear upon some general tendency governing the eye-spots.

B. Lightening.

Another modification of eye-spots to be considered in the present paragraph is their lightening.

Prepona werneri (fig. 25) shows quite normal 2nd and 6th eye-spots which are black except for their pupils. In *Prepona pylene* (fig. 23) the distal margin of *OC2* has become brown, the said color being of a considerably lighter shade than the black one which is readily seen even in the monochromous drawing. The brown area in *OC2* is shaped crescent-like. In *Prepona deiphile* (fig. 15) the whole of the periphery of *OC2* has grown brown, so that the black center of the component is surrounded by a brown zone. In *Prepona laërtes* (fig. 12) the indicated zone has markedly broadened and covers the great proportion of the total area of *OC2*. In *Prepona gnorima* (fig. 11) *OC2* shows nearly the same condition but its *OC6* differs in a considerable decrease of the black portion, the latter representing rather a narrow horse-shoe-shaped area. In *Prepona lycomedes* (fig. 17), which has a very complete series of eye-spots, a further decrease of black is observed. The eye-spots are almost totally brown; few scattered remnants of black are retained in each eye-spot near the pupil; only in the 1st cell the black pigment is more abundant. A very similar state of things is observed in figs. 50—62, while in figs. 5—10 many of the eye-spots do not show any trace of black.

It is obvious that the process of lightening which develops in the eye-spots of *Prepona* is quite similar to that described in the third Externa (p. 301). The elimination of the black pigment starts on the periphery of an eye-spot or more exactly on its distal margin, and then spreads centripetally until the black pigment is totally lost. The emphasis should be laid on the fact that neither the shape nor the size of the components undergoe any change during the process. The brown eye-spots in fig. 17 are not less typical than the black ones in fig. 25. It has been pointed out that the cases of lightening of the pattern components are not very uncommon (p. 301). As to the eye-spots themselves a case of their particular lightening has been described by me in *Pararge megera*, in which species the submarginal zone of the eye-spots becomes light while the very periphery and also the central area remain black, and thus a sort of supplementary rings

appears in the pattern (1927 b, pp. 98—99). Thus the lightening of the eye-spots of *Prepona* is a particular case of the tendency, the manifestations of which are fairly numerous in different genera and different pattern components.

§ 3. THE UMBRA AND ITS CROSSING OVER THE FIRST MEDIA.

The Umbra (*U*) exhibits various forms in *Prepona*. The component is generally better developed on the hindwing than on the fore one. It should be pointed out first that owing to the above described migration of the eye-spots through the third Externa the Umbra of *Prepona* has no connection with the former except for few cases as e.g. that of *Prepona chalciope* (fig. 1). It seems that the Umbra of the hindwing in *Prepona werneri* (fig. 25) is one of the most prototypical in the genus being markedly suffused, showing moderate breadth and not touching either M^1 or E^3. In *laërtes* type of pattern (figs. 11, 16, 23) and in *deiphile* (fig. 15) too the Umbra is very wide, shows a closest contact with E^3 on the whole extent of the latter component and is strongly inclined to make contact with M^1, so that in *deiphile U* almost fills up the interspace between the first Media and the third Externa. In *antimache* pattern the condensation of the "umbral mass" at the proximal limit of the area of the component may be traced on comparing figs. 7, 6 and 5 with each other in the sequence given. The beginning of this condensation is noticeable in *laërtes* pattern as well (figs. 11, 16). In fig. 5 the posterior end of the Umbra is in contact with the eye-spots and the E^3 portion of the 1st cell, while there is no indicated contact in the more anterior cells, and therefore the direction of *U* tends to become rectilinear. The last named status is nearly reached in *Prepona lycomedes* (fig. 17). Its Umbra crosses the wing straightway running from the tornus to the middle of the costa and not being parallel with the termen. The component is coalesced with E^2 in the 1st cell, but there is a wide interspace between the two in the greater part of the anterior cells owing to the E^3 course being quite different viz. parallel to the termen. The Umbra in *lycomedes* is fairly narrow but may be scarcely called a stripe owing to its suffused condition which is especially pronounced in the 7th and 8th cells.

Let us now pass on to the very interesting interrelations between the Umbra and the first Media. In the *lycomedes* specimen just referred to (fig. 17) *U* is rather closely approximated to the portion of M^1, which is designated M^1 (4. 5. 6) in the figure, while the distance between *U* and other M^1 portions viz. $M^1 2$ and $M^1 7$ is greater. However the interspace between M^1 (4. 5. 6) and *U* is sufficiently wide yet. In another *lycomedes* specimen (fig. 63) it is considerably narrower and in a still another (fig. 48) it does not exist at all, the two components being in a close contact. The Umbra in

fig. 48 is of a very regular rectilinear form. Similar condition shows *U* in the *chalciope* pattern (figs. 3, 4), but it is so to say more than rectilinear, I mean that it is slightly concave. But besides this the following pecularity deserves closest attention in the *chalciope* Umbra. The component is almost interrupted in the 4th, 5th and 6th cells in fig. 3, while it is represented at its best in all the remaining cells. The easiest way to describe that interruption is to say that in the enumerated cells the Umbra is covered as it were with the first Media like a drawing or a photograph can be covered with a piece of paper. The impression is that the Umbra when dislocating basipetally has penetrated under the first Media and thus become invisible. The most interesting is that in the 5th and 6th cells in fig. 4 the area adhering M^1 proximally is darker than in the other cells. That area is placed just on the geometrical prolongation of the existing portions of *U*, and the idea is suggested that this is the "concealed" portion of *U* seen through the Medial band as it were (i.e. the two Mediæ together with the area between them). The idea is not misleading and is supported by the following facts observed in the development of the *meander* pattern of *Prepona*.

VOL. 11 1930

In *Prepona amphimachus* (fig. 50) *U* is very similar to that of *lycomedes* (fig. 63). It is closely approximated to M^1 (4. 5. 6), but a narrow interspace still exists between the two components. *Prepona meander* (fig. 54) resembles another *lycomedes* (fig. 48), *U* and M^1 (4. 5. 6) being completely in contact in both of them. There is a considerable distinction between the Umbræ of the two last named specimens, the component being almost stripe-like in the latter and very broad, almost reaching the eye-spots in the former. But the indicated distinction has no immediate bearing upon the process in question. In the next *meander* specimen (fig. 56) the contact of *U* and M^1 (4. 5. 6) seems more perfect owing principally to the rectilinear form of the proximal *U* border in the 7th cell. Finally in still another *amphimachus* specimen (fig. 58) the process reaches its climax. The proximal margin of the Umbra has markedly advanced basipetally and reaches the discal vein, which is not the case at all in fig. 56. Because M^1 (4. 5. 6) is stationary the result is that it comes to lie amidst the dark Umbral area rather far from the proximal edge of the latter.

There is no doubt that the fact just described belongs to the same category of phenomena as the crossing over and the positional inversion of components dealt with in the chapter I. The present case is perhaps less demonstrative than the migration of the eye-spots through the third Externa (text-fig. 3, p. 311) owing to the fact that one of the components taking part in the process, namely the Umbra, is suffused. Nevertheless the essence of the thing is the same: the proximal boundary of the Umbra which is distal to the first Media in the prototype comes to lie proximally to it in *Prepona amphimachus*, i.e. the topographical interrelation of a pair of com-

ponents existing in the prototype is replaced by inverse one in *Prepona*. This is undoubtedly the case of the partial form of positional inversion.

The condition recorded in *amphimachus* is in accordance with the above admission that in *Prepona chalciope* the middle portions of the Umbra are not eliminated but only "covered" by the Medial band (p. 333). It would be extremely difficult to give any interpretation of these data at present, especially because the pattern components do not represent physical bodies at all (cf. my paper of 1929 a, pp. 643, 644). I restrict myself by saying that there are some unpublished facts at my disposal which seem not to be explained otherwise as supposing that the components can cover one another.

Some further modifications in the Umbra of *Prepona* will be described in the chapter V.

§ 4. MEDIÆ.

There is a number of modifications in both the first and the second Mediæ of *Prepona*. Some of them have to be considered in the present paragraph.

A. Division and coalescence.

The first Media (M^1) is very much inclined to divide into cell-portions. The process follows, however, different ways in fore- and hindwings.

The stripe is continuous on the forewing of *Prepona chalciope* (fig. 18) and almost so on the hindwing of *Prepona demophon* (fig. 26). But such cases are not very frequent in *Prepona*, and the resolved condition is much more common.

On the forewing there are two sorts of division. Either M^1 divides into two halves at the 4th vein. This leads to the pierellisation of the stripe, which will be considered in the next section. Or every M^1 cell-portion becomes independent. The beginning of this process is seen in fig. 22, where the M^1 portion of the 2nd cell has separated from that of the 3rd one, while the latter has nearly separated from the 4th cell-portion. But the rest of the stripe situated in the 4th and more anterior cells is still continuous. Numerous examples of the further divisions are given in the plate II. In fig. 33 the $M^1 1$, $M^1 2$ and $M^1 3$ portions of the first Media are independent; in fig. 34 the $M^1 4$, $M^1 5$ and $M^1 6$ cell-portions are also independent. Nearly the same may be seen in the other figures on the same plate. In all of them, however, the 1st cell-portion of M^1 is either connected with the 2nd one, or the distance between the two is small ($M^1 1$ and $M^1 2$ in fig. 40). In *Prepona amphimachus* (fig. 59) the said distance is very considerable and thus it may be said that every M^1 cell-portion on the forewing is able

to become independent, or in other words that on the forewing of *Prepona* M^1 can be totally resolved into cell-portions.

A somewhat different condition is observed in M^1 of the hindwing. Some portions of the stripe show a strong tendency to become independent, some others do not.

Let us begin with the anterior portion of the component. The M^1 cell-portion lying in the 8th cell and that in the 7th one are continuous in *Prepona chalciope* (fig. 4). In *amphitoë* (fig. 21) the former is rather considerably shifted basipetally, in *gnorima* (fig. 29) the distance between M^18 and M^17 has considerably increased and a further increase is observed in *demodice* (fig. 27), where M^18 lies nearer to M^27 than to M^17. Thus M^18 has become independent and has markedly dislocated in the basipetal direction.

Similar is the case of the 7th cell-portion of the first Media. In *demophon* (fig. 26) it lies almost exactly within the general direction of the component. In demodice (fig. 27) M^17 is markedly shifted basipetally and there is a considerable distance between its hind end and the portion of M^1 lying in the 6th cell. In fig. 31 the indicated distance has increased, in fig. 30 further increase is observed. On examining the distance of M^17 from the basis of its cell it becomes clear that it is much shorter in fig. 30 than in fig. 27, i.e. the component in question has really approximated to the wing-basis. The maximum approximation shows *Prepona lycomedes* (fig. 28), in which M^17 might be confounded with M^27, the latter being absent in *lycomedes;* but the comparison with the other specimens of the same species having less dislocated M^17 (fig. 48) proves the correctness of the homologisation given.

Let us now pass on to the three posterior cells, in which similar processes take place. In *Prepona amphithoë* (fig. 21) M^1 is almost continuous in the 1st, 2nd and 3rd cells, though some distortions are noticeable. The latter being increased, the condition existing in fig. 31 is the result: M^13, M^12 and M^11 are quite separate, the two first named portions are dislocated basipetally. Fig. 30 shows further progress; the distance between M^11 and M^12 has markedly increased owing to the basipetal shifting of M^12. But the most interesting is the fact of absence of M^13. Because M^12 and the hind end of M^1 (4. 5. 6) are almost continuous it is obvious that the disappearance of M^13 is due to the general dislocation of the posterior part of the first Media in the basipetal direction. This is in accordance with the fact that in fig. 31 M^13 is very small. In *Prepona lycomedes* (fig. 28) the distance between M^11 and M^12 has become very long as the latter component has shifted still further basipetally and is placed now on the geometrical prolongation of D^1. The maximum development of the M^12 dislocation exhibits *Prepona dexamenus* (fig. 32). Its M^12 lies in the very corner of the 2nd cell proximally to D^1. On comparing the position of M^12

VOL. 11 1930

in fig. 32 with that of its homologue in fig. 21 it cannot be denied that the dislocation is very strong.

Thus the two anterior cell-portions of M^1 viz. M^17 and M^18 and the three posterior ones viz. M^31, M^12 and M^13 become independent components and all of them with the exception of M^11 shift in the basipetal direction. Opposite is the case of the middle portions of the first Media, i.e. those lying in the 4th, 5th and 6th cells. They are firmly attached to each other and mostly do not separate at all. The 6th cell-portion is the most inclined to become independent and is really so in *Prepona werneri* (fig. 25), *pylene* (M^16 in fig. 23) and some other forms. But much more typical is the case of *lycomedes* (fig. 28), where all the three cell-portions in question form a continuous, rectilinear stripe M^1 (4. 5. 6), which retains its distal position in spite of the strongest basipetal dislocation of M^17 and M^12. This may be compared with the property revealed in the forewing M^1, in which also M^1 (4. 5. 6) (i.e. the portions situated on the level with the discal veins) are not inclined to leave their prototypical position in *Prepona*, while the remaining ones shift basipetally (fig. 47). The matter will be discussed below in the section about pierellisation more closely.

To complete the description of the first Media the case of the *Prepona pylene* hindwing (fig. 23) should be referred to. The three anterior portions of the stripe have become independent, the rest being continuous, but the most interesting fact is that all the cell-portions except for the 3rd and 5th ones are extremely bent. In the 4th cell and in M^17 the curvation is especially strong. Therefore the whole of the course of the first Media in *Prepona pylene* is more sinuous than in any other form of the genus having been at my disposal.

Let us now turn to the examination of the second Media of *Prepona*. It should be pointed out, however, that the second Media of the forewing will be dealt with in the just mentioned section on pierellisation, while the portion of the stripe lying in the discal cell of the hindwing owing to its quite peculiar behaviour will be considered in a special section which comes next. Thus we have to describe the hindwing M^2 with the exception of its discal portion.

Few words are sufficient to describe the hind part of the stripe. In many *Prepona* a well developed M^21 is present (fig. 23), often it is vanishing (fig. 27) or absent (fig. 21). A small faint rudiment in the very corner of the 2nd cell in fig. 29 is surely the 2nd portion of M^2.

The 7th cell-portion of M^2 is either included in the maternal stripe and occupies rather a distal position (fig. 19), or it is independent (M^27 in fig. 27) and may be shifted rather far proximally (fig. 32). The absence of M^27 in *lycomedes* (fig. 28) has been noticed already (p. 335).

Very interesting is the 8th portion of the second Media. Together with the same portion of the first Media it displays two tendencies which may be called opposite to one another. One of them is shown at its best in *Prepona pylene* (fig. 23). The anterior ends of both $M^1 8$ and $M^2 8$ do not end abruptly at the costa but turn round and run each along the costal margin of the wing, $M^1 8$ in the basifugal direction, $M^2 8$ in the basipetal one. On comparing fig. 23 with fig. 30 it becomes obvious that $M^2 8$ of the former has divided into two parts and thus has given origin to $M^2 8d$ and $M^2 8p$ of the latter. This is especially evidenced by the fact that $M^2 8$ in fig. 23 is markedly broadened at its proximal end and narrowed in its middle, i.e. just where the supposed break takes place. The two components resulted in may be called the distal and the proximal parts of the 8th M^2 portion ($M^2 8d$ and $M^2 8p$) according to their positions. $M^2 8p$ is not unfrequent in *Prepona* but seems less stable than $M^2 8d$, as in many cases the latter is present alone (figs. 15, 54, 56, 60 and 62). One might suppose that the component designated $M^2 8p$ really corresponds to the anterior portion of the Basalis of the prototype and that the just given derivation is not correct. But if so there must be some rudiments of Basalis in the other cells too. Because I was not able to discover them in the materials having been at my disposal I cannot consider tenable this hypothesis.

Thus in the just described case the fore-ends of $M^1 8$ and $M^2 8$ tend to part from each other. Another tendency observed in the same components consists of their approximation and coalescence. In fig. 31 $M^1 8$ has become convex, $M^2 8d$ concave, which is not the case in the majority of other specimens represented in the same plate. Further development of the process may be traced in *Prepona lycomedes*, which exhibits a wide range of variation with regard to this character. In fig. 48 $M^1 8$ and $M^2 8d$ differ but slightly from those in fig. 31 being, however, more bent and more approximated to each other. In another *lycomedes* specimen (fig. 28) they have coalesced together and formed an oval spot $M^1 8 + M^2 8d$. Another substantial character of this specimen is that the interior of the newly formed complex component is considerably darker than the surrounding ground, which is not the case in the area lying between $M^1 8$ and $M^2 8$ in fig. 48. The final stage of the process is reached in a still another specimen of *lycomedes* (fig. 17). Its $M^1 8 + M^2 8$ is rather small and resembles an eye-spot by its circular form. It is worth of noticing that $M^2 8p$ is retained in *lycomedes* specimens without any considerable alteration. The origine of an eye-spot-like marking from the coalescence of the first and second Mediæ is not without a parallel. I have described quite a similar component in the 1st cell of the forewing in *Satyrus regeli* (1929 a, p. 600, fig. 100).

VOL. 11 1930

B. The second Media in the discal cell of the hindwing.

The behaviour of the second Media in the discal cell of the hindwing of *Prepona* to be dealt with now are of great interest with regard to the general ideas about the nature of the pattern components.

The prototypical position of the second Media in the discal cell is that between the first and second Discalia (D^1, D^2 resp.). The first Discalis is in a normal condition in *Prepona*. The second Discalis (D^2) is always resolved into two spots anterior and posterior ones, which are seen in many figures.

The discal portion of the second Media ($M^2 4$) on the hindwing of *Prepona* is either totally absent, which is the most common case, or it is in the state of marked rudimentation. Only *Prepona chalciope* is aberrant and possesses a well pronounced M^2 in the discal cell.

It is very interesting that if $M^2 4$ is absent its place is not unfrequently occupied by the two spots derived from D^2. They lie in the geometrical prolongation of the present portions of M^2 and e.g. in *Prepona amphitoë* (fig. 21) the four markings designated $M^2 8d$, $M^2 7$ and D^2 give the impression that they belong all to the same stripe which has resolved into spots. The same is the case in *Prepona werneri* (fig. 25).

In spite of its being vestigial $M^2 4$ exhibits some remarkable peculiarities. The already indicated prototypical condition of the component is fairly exactly reproduced in *Prepona demodice* (fig. 27). In spite of the fact that $M^2 4$ is interrupted in the anterior part of the discal cell and is generally slender it is evident that it is placed distally to the two spots designated D^2. In *Prepona lycomedes* (fig. 28) $M^2 4$ is continuous in the anterior part of its cell as no interruption exists there just described in *demodice*. Thus it may be accepted that $M^2 4$ can have the position distal to D^2. A different state of things is observed in *Prepona gnorima* (fig. 31). Its $M^2 4$ begins near the basis of the 2nd cell, runs basifugally, then anteriorly, then turns basipetally, almost reaches the posterior D^2 marking and ends severed. Its continuation begins just between the two D^2 markings, runs basipetally, then turns anteriorly and joins with $M^2 7$. Thus the course of $M^2 4$ is quite a singular one as the posterior portion of the component is distal to D^2, while the anterior one is proximal to it. That means that the discal portion of the second Media crosses over the direction of the second Discalis passing between the two halves of the latter. The described condition is not occasional. In *Prepona laërtes* (fig. 30) the shape and position of $M^2 4$ are nearly the same. The stripe is interrupted twice in its middle part instead of once in fig. 31, but its connection with $M^2 7$ is better pronounced than in the last named figure. In *Prepona dexamenus* (fig. 32) $M^2 4$ is not interrupted near the posterior D^2 marking, which is the case in both figs. 30 and 31, but on

the contrary shows a very considerable breadth. Similar uninterrupted condition shows $M^2 4$ also in fig. 29. It is obvious that the four *Prepona* specimens represented in figs. 29—32 complement each other with regard to their $M^2 4$ and that the component in question may be considered as going without interruption across the discal cell and really crossing over the second Discalis, the two components being similar to two parts of an *x*.

But still another position of $M^2 4$ is discovered in *Prepona pylene* (fig. 23). The component begins near the basis of the 2nd cell, runs a little anteriorly and then turns round the posterior D^2 marking, thus being proximal to the latter and acquiring a very sinuous form. This condition is also not occasional as it is observed still in *Prepona miranda* (fig. 16).

Finally *Prepona gnorima* (fig. 29) is the most remarkable. In the anterior area of its discal cell there are three markings forming a row. The middle of them undoubtedly represents the anterior D^2 spot, as it does not differ from those in the other *Prepona* specimens neither in its position, nor in the shape and coloration. The two others are lettered $M^2 4$. One of them is distal to D^2, lies on the geometrical prolongation of $M^2 7$ and evidently corresponds to the most anterior portions of $M^2 4$ in figs. 27 and 28. The other is proximal to D^2 and is connected with the rest of $M^2 4$ situated in the middle and posterior area of the cell and obviously corresponds with the most anterior portions of $M^2 4$ in figs. 30—32. It seems that only one conclusion can be drawn from these facts, namely that in fig. 29 the anterior end of $M^2 4$ has undergone a sort of bifurcation, one of the branches thus originated being distal to the D^2 anterior marking, the other being proximal to it; the specimen under consideration combines so to say the two distinct conditions exemplified by the figs. 28 and 30. In other words the anterior end of $M^2 4$ is situated either distally to the anterior D^2 portion, or proximally to it, or both said conditions are present together.

Suppose now the existence of the pattern components to be due to the work of some unknown factors located outside of the wing. Some facts which may be so interpreted are given in my paper on *Catagramma* and allied genera (1930, p. 262). If so it is obvious that in the prototype the area of the action of the factor of the anterior $M^2 4$ portion is distal to the corresponding area of the D^2 factor. It is also obvious that the former undergoes a basipetal dislocation in *Prepona*. Now the central point of the argument is that probably the two indicated areas are practically coincident, or in other words the action of both the $M^2 4$ and the D^2 factors are directed on the same place of the wing. If so a kind of the interaction seems probable between the two factors in question. It is not unlikely that the factor of $M^2 4$ being less strong than that of D^2 (remember the general rudimentation of the former component) undergoes a subdivision like a stream is divided by an island. If perhaps the very source of the energy producing

VOL. 11 1930

$M^2 4$ is divided the result is comprehensible that its action is now directed so to say laterally with regard to D^2 and hence produces two stripes near the latter. Thus the status existing in fig. 29 should be regarded as basic one, as both halves of the divided $M^2 4$ are present. Both above described types of $M^2 4$ derive from that of fig. 29. If the distal half of the $M^2 4$ is eliminated the patterns represented in figs. 27 and 28 arise. The elimination of the proximal half leads to the patterns shown in figs. 30—32. The described state of things is reproduced fairly exactly in the posterior part of the discal cell as $M^2 4$ is proximal to the posterior portion of D^2 in *Prepona pylene* (fig. 23) and distal to it in figs. 29—32. Evidently the explanation is the same as in the above case.

The phenomenon referred to undoubtedly has much in common with the crossing over and the positional inversion of components which are dealt with in the chapter I (p. 294). Some forms of it as e.g. that represented in fig. 31 do not deviate from a typical crossing over since the posterior portions of D^2 and $M^2 4$ occupy prototypical positions, while the anterior portions of the same components have exchanged their places and therefore their mutual positions are inverse to those existing in the prototype. The only distinction to be drawn between the crossing over and e.g. the case of *Prepona gnorima* (fig. 29) is the splitting of one of the crossover components, i.e. of $M^2 4$, in the latter. The distinction is not very important since if the basipetal dislocation of $M^2 4$ were more advanced, the total of the anterior portion of the component would be proximal to D^2 and no above duplication of it would take place. But on the other hand the very fact is very peculiar of the division of the component caused by the action of another component. This throws some new light on the nature of pattern components and shows that the specialisation of pattern is very high in *Prepona*.

C. Pierellisation.

The phenomenon of pierellisation was described by me in 1925 and derives its name from the Satyrid genus *Pierella*, in which it was first discovered in a very characteristic form. In my subsequent writings it has been treated repeatedly. Also SÜFFERT deals with it though without applying to it the above specific name (1927). The facts are very numerous which may be considered as examples of pierellisation (cf. my papers of 1928 a, 1928 b, 1929 a). Because those facts are very various the nature of the phenomenon should be said a complicate one. It is out of scope of the present paper to discuss the phenomenon on broad lines. I restrict myself to the examination of the cases of pierrelisation in *Prepona* which firstly will elucidate the morphology of the wing-pattern in the genus and secondly will support the definition of the phenomenon given recently. I mean by the latter my paper

on *Satyrus,* in which pierellisation is described as "principally the basipetal dislocation of the postdiscal portions of the first and second Mediæ and the basifugal dislocation of the discal portion of the second Media" (1929 a, pp. 642, 643). We begin the description of pierellisation in *Prepona* with the forewing.

a. *The first Media on the forewing.*

It has been pointed out that the most prototypical forms of the first Media (M^1) on the forewing are exhibited in *Prepona chalciope* (fig. 18) and *Prepona brooksiana* (fig. 20), the general prototypical direction of the component being better pronounced in the latter, the continuity of the component in the former. In *brooksiana* the portions of M^1 situated in the 2nd and 3rd cells are markedly shifted basipetally compared with the more anterior portions of the stripe. The relation of the 3rd and 4th cell-portions of M^1 to each other in *brooksiana* is of importance for the below description. The posterior of them crosses somewhat obliquely its cell and is rather rectilinear except for the fore end which is bent distally and runs gradually tapering along the 4th vein towards the posterior end of the 4th cell-portion of M^1. The two cell-portions are still connected with each other but evidently their separation is ripening. Such conditions previous to the division of stripes into cell-portions are rather common and several cases recorded by me in different Satyrid genera reproduce fairly exactly the state of the things just described in *Prepona brooksiana* (cf. figs. 2 and 28 in my paper of 1928 a and figs. 57 and 102 in my paper of 1929 a). A break then occurs and the condition observed in *Prepona lycomedes* (fig. 47) is resulted in when the posterior half of the first Media [M^1 (1. 2. 3)] has quite separated from the anterior one [M^1 (4. 5. 6)]. The last named half remains stationary or perhaps even moves a little basifugally. Meanwhile the posterior half and mainly its portion lying in the 3rd cell undergoes a basipetal dislocation which is the principal cause of the indicated division of the stripe. There is no connection between the two halves of the first Media in *lycomedes,* but some indication on it is still persisting, namely the minute bent of the fore end of the 3rd M^1 portion towards the anterior half of the stripe. A more conspicuous trace of the indicated connection exhibits *Prepona amphimachus* (fig. 49). $M^1$3 in the latter is markedly concave and the anterior part of the component is pressed against the 4th vein and runs along the latter towards the posterior end of M^1 (4. 5. 6). No actual connection of the two takes place, which is due to the fact that $M^1$3 diminishes steadily towards the fore end and vanishes totally before reaching M^1 (4. 5. 6).

In another *amphimachus specimen* (fig. 51) the process has advanced, $M^1$3 is shorter than in fig. 49 and does not extend so far distally. It should

VOL. 11 1930

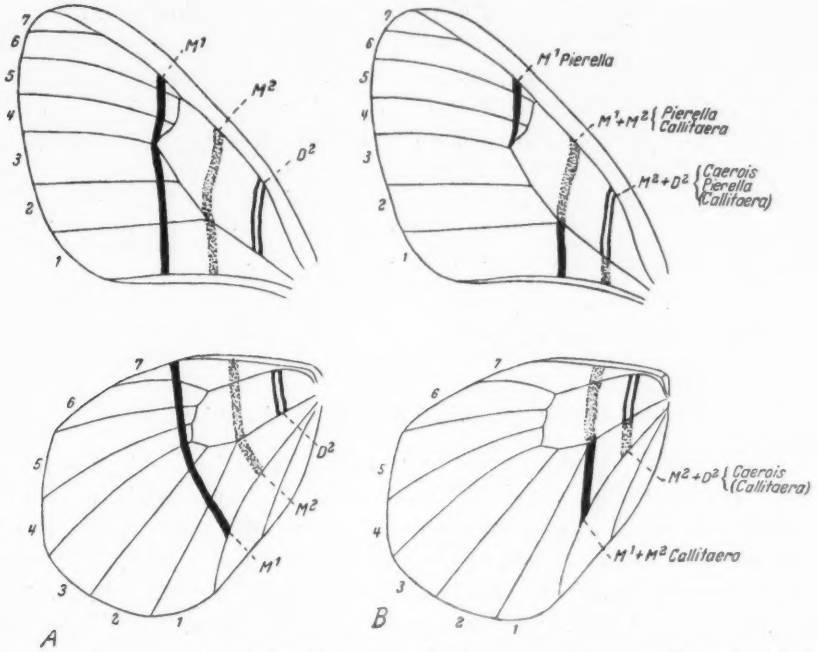
be pointed out that in fig. 51 the component in question is totally black, while in fig. 49 it is light brown in the anterior part. Therefore $M^1 3$ is less readily seen in fig. 49 than in fig. 51, but this does not render impossible the comparison of the two.

In *Prepona meander* (fig. 53) $M^1 3$ has shifted a little more basipetally, so that both $M^1 3$ and $M^1 2$ have come to lie on the geometrical prolongation of D^1, which is not the case in the two preceding specimens of *amphimachus* with their more distal $M^1 2$ and especially $M^1 3$.

In a still another *amphimachus* specimen (fig. 59) D^1, $M^1 3$ and $M^1 2$ are so shaped and placed that they compose an almost continuous stripe, which might be designated $M^1 (2.3) + D^1$. Its composing parts, however, are not in contact thus retaining a certain degree of independence. Nevertheless the tendency to form a complex component corresponding to the above formula is undeniable. It seems very likely that in some fresh materials *Prepona* forms may be discovered, in which the parts of $M^1 (2.3) + D^1$ are closely joined and form a more or less continuous stripe as it is the case in a number of cases of the formation of complex components.

Finally a very interesting state of things exhibits *Prepona meander* (fig. 55), in which $M^1 3$ is absent while $M^1 2$ and D^1 are well pronounced and what is important, they form together an almost exactly straight line. The effect is strengthened by the fact that the area distal to the two last named components is very dark, while that proximal to them is colored cream. It is very interesting moreover, that in the 2nd cell the boundary set by the two colors passes just where the absent $M^1 2$ must be situated. Hence it seems likely that the factor of the stripe $M^1 2$ influences the indicated boundary even in the case of absence of the normal stripe.

Thus the two posterior portions of M^1 in *Prepona* shift basipetally, come to lie on the geometrical prolongation of the first Discalis and almost form together with the latter a complex component. The formation of complex components is one of the frequent results of pierellisation and the postdiscal portions of the first Media play in *Pierella* nearly the same role as they do in *Prepona*. There is, however, a considerable difference between the two genera with regard to this. As it is shown in the diagram of pierellisation (text-fig. 7) the hind portion of M^1 in *Pierella* (made black in the diagram) shiftes basipetally as far as to reach the discal portion of M^2 (made dotted in the diagram) and the two join together to form the complex stripe $M^1 + M^2$. In *Prepona* the process is of a more restricted scale as its $M^1 2$ does not reach the level of the discal portion of the second Media ($M^2 4$) which lies far proximally (cf. fig. 59) and stops at the first Discalis. The final condition of the M^1 pierellisation in *Prepona* may be compared with one of the first stages of the process in *Pierella* (cf. fig. 27 in my paper of 1928 a). Therefore the complex components resulted from the



Text-fig. 7. Diagram of pierellisation in the *Pierella* group of genera. The first Media (M^1) is made in black, the second Media (M^2) is dotted, the second Discalis (D^2) is double lined. A. M^1 and M^2 are continuous as in the prototype. B. The posterior portions of M^1 in both wings have separated from the anterior ones, dislocated basipetally and joined with the anterior portions of M^2, thus forming the complex stripes $M^1 + M^2$; the posterior portions of M^2 have undergone similar modification and joined with D^2, thus forming the complex stripes $M^2 + D^2$. The names of genera designate in which of them a given complex stripe is present. Those put in brackets mean that the complex stripe is not typically developed. (After B. N. SCHWANWITSCH, 1928 a.)

process are different in the two genera, which difference is most evident to see from their formulæ. In *Pierella* $M^1 + M^2$ is the result (cf. textfig. 7), in *Prepona* the abbreviated formula of the component in question may be written as $M^1 + D^1$. This is the principal difference between the genera under comparison regarding their first Media and the complex components derived from the latter stripe. But it will be shown below that some approximation to the *Pierella* status also exists in *Prepona*, but its development follows quite a different way.

Finally the evolution of the anterior half of the first Media [M^1 (4. 5. 6)] should be followed. It has been pointed out already that in *Prepona amphimachus* (fig. 49) $M^1 3$ becomes partially brown instead of totally black. The same is the case in a more restricted scale with its $M^1 2$, while M^1 (4. 5. 6) has lost every trace of black and has grown totally light brown. In the other *Prepona* specimens represented in figs. 51—62 a similar process is observed with the difference that it is restricted to M^1 (4. 5. 6) while the more posterior

M^1 portions do not exhibit any change of color and remain black. M^1 (4. 5. 6) in those specimens is brown and is strongly inclined to disappear either owing to its general degeneration (figs. 59 and 61), or owing to the marked darkening of the surrounding area (fig. 55) or owing to the united action of both said causes together (fig. 57). In any case no M^1 (4. 5. 6) can be discriminated in the last named figure but only M^1 (5. 6), the $M^1 4$ portion having totally vanished. It is interesting that the anterior stationary part of the first Media of Pierella displays parallel qualities. It shows a marked inclination to disappear. The ways of its disappearance are somewhat different from those of *Prepona*, but the general tendency is undoubtedly the same (l. c., pp. 468, 469, figs. 36, 37).

b. *The second Media on the forewing.*

It is mentioned in the above given definition of pierellisation that the discal portion of the second Media undergoes basifugal dislocation during the process, i.e. it approaches the discal veins and the direction of its displacement is opposite to that of the postdiscal parts of Mediæ. This is based on the facts observed in several genera as e.g. *Satyrus, Cœrois, Antirrhœa* and also *Pierella* (cf. my paper of 1929 a, pp. 642, 643). The genus of *Prepona* affords a very good illustration of the same phenomenon.

In *Prepona laërtes* (fig. 40) the discal portion of the second Media ($M^2 4$) and the 2nd cell-portion of the same stripe ($M^2 2$) represent practically one stripe and the former is widely distant from D^1.

Very interesting is *Prepona bahiana* (fig. 38). Its $M^2 4$ consists of two parts. The anterior part is approximated to D^1 very closely and the interspace between the two components is several times as narrow as in fig. 40. Near the median vein $M^2 4$ turns round basipetally and from there begins the posterior part of the component, which is perpendicular to the anterior one, runs to a considerable extent along the mentioned vein and ends having met with it. It is evident that the anterior part of the component has undergone a strong basifugal dislocation while the posterior one or to say better the posterior end of the component remains stationary or perhaps moves a little basipetally. In any case the hind end of $M^2 4$ touches the median vein near the bisecting line of the 2nd cell, while in fig. 40 it does so almost at the basis of the 3rd vein. This may be partly ascribed to the action of $M^2 2$. The latter has markedly shifted basipetally in fig. 38 compared with fig. 40 and has become quite small in the former owing principally to its being placed in the very corner of the 2nd cell. It is very likely that $M^2 2$ though being apparently separated from $M^2 4$ attracts yet the hind end of the latter. Either some very tiny connecting portion still exists between the two, but it is invisible owing to its being coincident with the median vein. Or there

is no real connection already, but $M^2 4$ has not get rid yet of the traces of this connection which has disappeared quite "recently". On account of the shape of the components in question the latter supposition seems more plausible. Generally speaking the facts of the influence of pattern components upon one another are not very unfrequent and are very various. Some of them are treated in my previous publications (1929 b, p. 41, 1930, p. 257).

Prepona gnorima (fig. 33) represents a next link in the series. No posterior part of $M^2 4$ in the sense of the foregoing is present. $M^2 4$ ends at the median vein near the basis of the 3rd vein just where $M^2 4$ of *bahiana* (fig. 38) would end in the case of disappearance of its posterior part. No trace of the previous connection between $M^2 4$ and $M^2 2$ is retained. The two components are very distant and do not show any peculiarities in shape which would suggest the existence of their mutual attraction. It is worth of noticing however that with regard to $M^2 2$ *gnorima* is more backward than *bahiana* as in the latter the component is much further displaced basipetally than in the former.

VOL.
11
1930

In another *gnorima* specimen (fig. 41) the distance between $M^2 4$ and $M^2 2$ has still more increased owing principally to the approximation of $M^2 4$ to D^1, the interspace dividing the two last named components being very narrow. This condition may be regarded as one of the higher degrees of the M^2 pierellisation reached in *Prepona*. Beginning with this specimen, however, still another phenomenon may be traced which is restricted to the discal portion of the stripe only.

It is plainly visible in fig. 41 that $M^2 4$ exhibits a normal breadth only in the posterior half of the discal cell. Near the median line of the latter the stripe gradually tapers and vanishes at all. Meanwhile the position of the vanished portion may be easily established owing to the fact that the area between D^1 and $M^2 4$ is much darker than that proximal to $M^2 4$ in this and in some other *Prepona* of *laërtes* type of pattern, so that the component really serves a dark border of the gray $D^1 : M^2 4$ area (fig. 33).[1] In fig. 41 the gray area in question is complete though being narrower than in fig. 33, but the black border i.e. $M^2 4$ is existing only in its hind part. Thus $M^2 4$ has evidently lost its anterior half.

In *Prepona demodice* (fig. 42) the greater part of the component has disappeared. The sole vestige of $M^2 4$ is a tiny arrow-shaped marking fixed to the median vein. The above described gray $D^1 : M^2 4$ area has also extremely shortened and its extent scarcely surpasses that of $M^2 4$.

Finally in another *laërtes* specimen (fig. 43) the condition of the gray area seems to be unaltered compared with *demodice*, but no trace of $M^2 4$ can be discovered. The component has vanished totally.

[1] By the colon the interspace is meant between the two components.

A somewhat different course of the process shows *Prepona gnorima* (fig. 34), in which the posterior vestige of $M^2 4$ does not differ essentially from that in fig. 42, but besides of this a very narrow remnant of the stripe is present in the anterior part of the discal cell, where it runs very closely along D^1 and evidently coalesces with the middle of the latter. Thus evidently the disappearance of $M^2 4$ may follow two ways: either the component vanishes without a contact with D^2 (fig. 41), or the said contact plays a role in the process (fig. 34).

On comparing the pierellisation of the second Media on the forewing of *Prepona* with the same process in other genera it should be emphasized that the essence of the process is the same in all of them. The specific character of the *Prepona* M^2 pierellisation is the following: in the usual form of the process the only important postdiscal portion of M^2 is that of the 1st cell, while in the 2nd cell M^2 often does not exist at all. This is the case in all the genera of the *Pierella* group of *Satyridæ*, in *Satyrus* and *Cyrestis* described in my papers of 1928 a (figs. 2, 6, 72), 1929 a (fig. 58) and 1929 b (fig. 4) and in some other forms. Meanwhile in *Prepona* $M^2 1$ is often absent. If present the component lies mostly on the geometrical prolongation of $M^2 2$ (fig. 53) and does not play any important role in the process. The sole postdiscal component of importance in *Prepona* is $M^2 2$ as it follows from the foregoing description. This distinctive character of *Prepona* is possibly dependent upon the wing-venation, which shows in the enumerated genera many differences not to be dealt with in the present paper.

When describing the pierellisation of the first Media it has been pointed out that *Pierella* and *Prepona* differ from one another in the complex component resulted in which is $M^1 + M^2$ in the former and $M^1 + D^1$ in the latter (p. 343). It has been added, however, that in *Prepona* there is some approximation to the *Pierella* condition. The following facts are meant by this.

In fig. 59 $M^1 2$ is dislocated basipetally but $M^2 4$ retains more or less the prototypical position, thus the distance between the two components being considerable. On the contrary in fig. 41 $M^1 2$ occupies nearly a prototypical position, while $M^2 4$ is shifted basifugally. But the result is the same: the two components are fairly distant. It should be emphasized, however, that the fore end of $M^1 2$ in fig. 59 lies near the basis of the 3rd cell and that the hind end of $M^2 4$ in fig. 41 is placed near the same spot. Let us imagine now the inverse combination of the components in question. Suppose $M^2 4$ in fig. 59 to be placed as in fig. 41, i.e. near very D^1, and suppose $M^1 2$ in fig. 41 to be placed as in fig. 59, i.e. in contact with the basal corner of the 3rd cell. If so in both patterns $M^1 2$ and $M^2 4$ would be very closely approximated to each other and their subsequent junction into a single component $M^1 2 + M^2 4$ would be not unlikely. The more general form of the formula is $M^1 + M^2$, i.e. it does not differ from that of *Pierella* given in

the above (p. 343). It seems possible that some fresh *Prepona* materials may afford certain approximation to this hypothetical $M^1 + M^2$ component. The emphasis should be laid on the fact, however, that the latter being generally homologous to that of *Pierella* originates in a somewhat different way. In *Pierella* the M^2 discalis is quiescent and the displacement of the postdiscal portion of M^1 is the principal factor which $M^1 + M^2$ results from. In *Prepona* on the contrary the movement of the postdiscal part of M^1 is of a restricted range and the above supposed formation of a hypothetical $M^1 + M^2$ is principally due to the basifugal dislocation of $M^2 4$.

c. *Hindwing.*

The processes taking place on the hindwing of *Prepona* reproduce partly those on the forewing. It should be pointed out that the data discussed below refer principally on the first Media, the second one being in a markedly degenerated condition as it has been shown in the foregoing.

VOL. 11 1930

We have seen that the middle of the first Media of the hindwing [M^1 (4. 5. 6)] is inclined to be a continuous rectilinear stripe fairly distant from the discal cell, while the anterior and most of the posterior portions shift basipetally (cf. $M^1 2$, $M^1 7$ and $M^1 8$ in fig. 32 and many other figures in the same plate). The indicated dislocation of the posterior M^1 portions may be regarded as pierellisation, resembling rather closely that described in the forewing of *Prepona*. Some approximation to the formation of complex components is also observed. E.g. in *Prepona werneri* (fig. 25) the M^1 portion of the 2nd cell is situated rather exactly on the geometrical prolongation of D^1; the same is the case of $M^1 2$ in *amphimachus* (fig. 60). Both examples closely resemble the status existing in the forewing of the same *amphimachus* specimen (fig. 59), i.e. in both the fore- and the hindwings the component to be designated $M^1 + D^1$ seems ready to appear (more exactly $M^1 2 + D^1$ in fig. 60). It should be added that $M^1 1$ in *amphimachus* (figs. 50, 60) not being dislocated basipetally alters, however, its position so to become parallel with the rectilinear Umbra (U). This modification also resembles that of typically pierellised M^1 e.g. on the hindwing of *Rhaphicera dumicola* (cf. fig. 5 in my paper of 1928 b). Hence I believe that the comparison of the modifications just referred to with the pierellisation is plausible. It should be emphasized, however, that similarly to the forewing the process in question in *Prepona* does not reach such a high development as in some other genera.

The basipetal dislocation of the anterior portions of the Mediæ ($M^1 7$, $M^1 8$, $M^2 8$) undoubtedly reproduces that of the posterior portions just dealt with. If so the above given definition of pierellisation (p. 341) has to be somewhat altered and the basipetal dislocation of the *prædiscal* portions of

the Mediæ should be included in it. SÜFFERT mentions that such a process takes place on the forewing of *Cyrestis* (1927, p. 399). On the forewing, however, the state of things is very complicated owing to the extreme approximation of several veins to each other in the costal area. On the hindwing the interrelations are simpler as no said approximation of the veins takes place, but in *Prepona* the phenomenon in question is generally not sufficiently typical to discuss it in the present paper.

CHAPTER IV. DERIVATION OF PREPONA WERNERI PATTERN.

Two types of *Prepona* patterns are dealt with in this and the next chapters which have not been sufficiently elucidated in the foregoing. One of them to be described in the present chapter may be called *werneri* type according to the name of *Prepona werneri*.

Prepona werneri has been described by HERING in 1925 and does not represent a common species. I had the opportunity to see the majority of the greatest collections of Lepidoptera in England, France and Germany and I saw only one specimen of *Prepona werneri* which is the type specimen of the Berlin Museum. It served to Dr. HERING to describe the new species and its image is published by him in Iris (vol. 39, p. 194). Now the representation of the same specimen is given in figs. 24 and 25. *Prepona werneri* stands somewhat apart from the rest of the genus concerning the general character of its underside pattern.

The below description will be restricted principally to the forewing since the hind one does not exhibit such singular modifications of pattern as the forewing does.

The most salient peculiarity of the *werneri* forewing (fig. 24) is to be looked for in its middle area which is occupied by the three parallel stripes which begin near the costha and run obliquely across the wing in a postero-lateral direction. The anterior portions of the indicated stripes are designated E^3 (4. 5. 6. 7), M^1 (4. 5. 6) and D^1. To give the morphologic analysis of the total of these components is the principal way to elucidate the nature of *werneri* pattern.

Let us dwell first on the other pattern components of the *werneri* forewing, which may be compared quite easily with their homologues in other *Prepona*. We begin with the proximal area. The most proximal component (B) has been admittedly compared in the chapter II with the Basalis of the prototype (p. 319). It is followed by the two heavy markings in the discal cell (D^2), which undoubtedly correspond to the two halves of the second

Discalis of the other *Prepona* forms. This becomes quite clear if comparing them with D^2 of *Prepona pylene* (fig. 22) and many others. The discal portion of the second Media ($M^2 4$) comes next. It is rather exactly parallel to the discal veins and resembles greatly by its direction the $M^2 4$ of *deiphile* (fig. 46). The list of components lying in the discal cell will be completed by the first Discalis (D^1) covering the discal nervure which does not differ essentially from its homologues in the other *Prepona*. Thus it may be said that the pattern components of *Prepona werneri* situated in the discal cell do not show any important deviations from the normal *Prepona* type except for their being on average heavier.

Let us examine now the extra-discal ones. The post-discal half of the second Media is represented by a short stripe ($M^2 2$) shifted into the very basal corner of the 2nd cell. No remnant of the second Media is present in the 1st cell. But the described 2nd cell-portion of the stripe corresponds very exactly to the same component in *pylene* (fig. 22) both by the position and the oblique direction.

VOL. 11 1930

Pass now on to the periphery of the wing. A series of typical external circles passes parallel with the termen ($E^3 c7$, $E^3 c6$, $E^3 c5$, $E^3 c4$, $E^3 c3$, $E^3 c2$, $E^3 c1$). They differ from the $E^3 c$ series of the other *Prepona* only in their being heavier and less inclined to be shaped reniform. However in the former quality they resemble *Prepona pylene* (fig. 22) and in the latter *Prepona gnorima* (fig. 39). $E^3 c5$ shows a vanishing "peduncle" connecting it with the rest of the third Externa [E^3 (4. 5. 6. 7)], thus reproducing in a way the condition existing in $E^3 c5$ of *Prepona demodice* (fig. 42). $E^3 c4$ has not completely broken off from E^3 (4. 5. 6. 7) and represents still a loop widely open at the proximal end and resembling the condition of $E^3 c4$ in *Prepona gnorima* (fig. 34). Finally in the 1st cell $E^3 c1$ is evidently connected yet with the maternal stripe and the condition resulted in is rather similar to that of *Prepona laërtes* (fig. 40). Thus the homology between the $E^3 c$ series of *werneri* and those of the other *Prepona* is doubtless.

Let us turn attention to the maternal stripe of the series, i.e. to the rest of the third Externa which has been shown in the above to dislocate basipetally during the formation of the $E^3 c$ rings. It is obvious that E^3(4. 5. 6. 7) in fig. 24 corresponds to the anterior part of the component in question. Its above mentioned connection with $E^5 c4$ and $E^3 c5$ makes the homology out of question. There are only two distinctions to be pointed out between E^3 (4. 5. 6. 7) of *werneri* and its homologues in the other *Prepona*. They are the oblique direction of the stripe and its rectilinear course in *werneri*. But the former is not a real distinction. It cannot be denied that in *Prepona gnorima* and *P. laërtes* (figs. 39, 40) the anterior part of E^3 is more or less parallel with the termen and the E^3c series. But in *Prepona demodice*

(fig. 42) and many others in the same plate (figs. 41, 43, 44, 45) the angle open anteriorly between the two components under consideration is rather wide and the general oblique direction of the anterior E^3 portion in the indicated specimens reproduces rather exactly that of E^3 (4. 5. 6. 7) of *werneri*. Meanwhile the rectilinear shape of the last named component may be regarded as its distinctive feature compared with the other *Prepona* patterns, for the anterior part of E^3 does not show such a regular form in any specimen represented in our plates. But of course this difference is not a homologous one and consequently we have established the homology of the distal of the three oblique stripes which have been said to be the principal characteristics of the *werneri* pattern.

We pass now on to the next one. The just examined portion of the third Externa is restricted to the four anterior cells and the emphasis should be laid on the fact that having formed the E^3c4 loop in the 4th cell the stripe ends severed at the 4th vein and does not enter the adjacent area of the 3rd cell. If not possessing any facts suggesting the elimination of the 3rd and more posterior portions of E^3, where the latter should be looked for? I am sure that they are represented by the component designated E^3 (2. 3) in fig. 24. It consists of a couple of bracked-shaped cell-portions. The posterior of them lies in the 2nd cell and is situated closely to E^3c2. Near the bisecting line of the cell it produces a diluted protrusion directed to E^3c2 and evidently representing the trace of the vanished "peduncle" between the two like that in the 5th cell. The anterior portion of E^3 (2. 3) lying in the 3rd cell reproduces almost exactly the shape of the just described 2nd cell-portion. Both of them are placed along the imaginary straight line crossing the wing obliquely, which is the cause of the anterior E^3 (2. 3) portion being distant from both E^3c3 and the hind end of E^3 (4. 5. 6. 7). The last of the two indicated distances if measured along the 4th vein is fairly wide, but it should be pointed out first that the very anterior end of E^3 (2. 3) is bent distally along the 4th vein which evidently is a trace of the vanished connection of the two halves of the third Externa with each other. On the other hand exactly the same division of the stripe is not unfrequent in the other *Prepona*. Some inclination to it can be discovered in all the patterns of the *laërtes* type figured in the plate II. In some of them as e.g. in *demodice* (fig. 44) E^3 is actually divided into two halves owing to the basipetal dislocation of its $E^3$3 portion. The distance between $E^3$3 and the 4th cell-portion of the stripe if measured along the 4th vein is very considerable. Also the interspace between $E^3$3 and E^3c3 is very wide in fig. 44. The gradual development of the indicated dislocation from the more prototypical status has been given already. A comparison of the 4th and 3rd cells of *demodice* (fig. 44) with those of *werneri* (fig. 24) shows that the state of things in the third Externa of the latter does not differ essentially from

that of the former. The only distinctions between the two species are the somewhat more distal position of the hind end of the E^3c4 loop and the oblique position of the 3rd E^3 cell-portion in *werneri*. Both of them are of secondary importance of course and therefore I have no doubt that the anterior end of E^3 (2. 3) of *werneri* has displaced basipetally along the 4th vein, while the 4th cell-portion of the same stripe is quiescent. The division of the third Externa into two halves has resulted from it, which halves have come to lie very far from each other. The described dislocation does not represent anything exceptional and occurs in other *Prepona* patterns as well. But the fact that E^3 (2. 3) of *werneri* has acquired a regular oblique course parallel to that of E^3 (4. 5. 6. 7) may be regarded as a specific character of the pattern in question.

VOL. 11 1930

It is plainly visible in fig. 24 that the anterior end of E^3 (2. 3) is joined most closely with the component designated M^1 (4. 5. 6) and that they form both together one rectilinear stripe. It is out of doubht that the component designated M^1 (4. 5. 6) is homologous with the anterior part of the first Media of the prototype. No other stripe can be situated near the costa between the first Discalis and the anterior portion of the third Externa. Some derivatives of the Umbra might be placed there like the Umbral stripe of *Pierella* (cf. my paper of 1928 a, p. 458), but no evidence favouring this or similar hypotheses can be given. On the contrary in most of the *Prepona* patterns the anterior portion of M^1 occupies the position very similar to that of M^1 (4. 5. 6) of *werneri,* i.e. near the middle of the interspace between E^3 and D^1 as it is readily seen in *Prepona brooksiana* (fig. 20), *Prepona lycomedes* [M^1 (4. 5. 6) in fig. 47], *Prepona amphimachus* [M^1 (4. 5. 6) in fig. 51] and some others. The difference between the enumerated specimens and the *werneri* case is that in the former M^1 (4. 5. 6) is very distant from the posterior half of E^3, while in the latter the two components have joined and formed a complex stripe. But a considerable approximation to the *werneri* condition has been recorded already (p. 326) in *Prepona demodice* (fig. 44). Its $M^1$6, $M^1$5 and $M^1$4 [which correspond exactly with the M^1 (4. 5. 6) of *werneri*] are situated almost on the geometrical prolongation of $E^3$3, the fore end of the latter being nearly in contact with the hind end of $M^1$4. Thus the condition reached in *Prepona werneri* is so to say ripening in *Prepona demodice*. The general positions of the components in question are almost the same in both species, but in *demodice* their cell-portions are considerably distorted each in its own manner, so that they do not form a straight line, which they do in *werneri* owing to the said distortions being reduced to a minimum. The junction of the fore end of E^3 (2. 3) with the hind end of M^1 (4. 5. 6) in fig. 24 is very close, but it is worth of noticing that just the two cell-portions in contact belonging one to E^3, another to M^1 are shaped different. The E^3 portion in the 3rd cell is bracked-like, its central part is bent

downwards and its two ends are directed distally. The M^1 portion in the 4th cell is also bracket-like, the orientation, however, of the bracket is inverse. The central part of it is bent inwards and even produces a proximally directed denticle, while the ends of the component show rather conspicuous basipetal curvations. The evidence given it is sufficient to say that the middle of the three oblique stripes on the forewing of *Prepona werneri* is complex and derives from the junction of E^2 (2. 3) with M^1 (4. 5. 6). The principal cause of the said junction is the basipetal dislocation in the first named composing part, while the other may be considered as stationary or almost so. The formula of the complex component in question is E^3 (2. 3) + M^1 (4. 5. 6).

Few words should be added concerning the hind half of the first Media [M^1 (1. 2. 3)] in werneri. It has undergone a typical pierellisation which places it near the geometrical prolongation of D^1. The interrelation between M^1 (4. 5. 6), M^1 (1. 2. 3) and D^1 in *werneri* reproduces quite exactly that existing in *Prepona amphimachus* (fig. 51), which has been described already as one of the intermediate stages of pierellisation. The resemblance between the two specimens concerning the components in question is so close that any further explanation is unnecessary. It should be only remarked that pierellisation in *Prepona werneri* does not reach a high degree since really no complex component M^1 (2. 3) + D^1 arises, which has been described in some *amphimachus* representatives (fig. 59, p. 342). But the tendency forming it is out of question.

Thus we have reached the end of the analysis of the forewing of *Prepona werneri*. We have seen that the three parallel stripes which cross obliquely its middle area may be designated E^3 (4. 5. 6. 7), E^3 (2. 3) + + M^1 (4. 5. 6) and according to the tendency referred to M^1 (1. 2. 3) + D^1. The enumerated components look very peculiar compared with the rest of *Prepona* patterns. They really owe their origin to the comparatively slight advancement of the dislocations in the third Externa and the first Media, which are already existing in some other *Prepona* forms. The emphasis should be laid on the fact, however, that the indicated advancements though being slight follow a certain definite way and the singular pattern of the species is the result.

The hindwing of *Prepona werneri* (fig. 25) does not deserve a long discussion. Its well developed *OC2* and *OC6*, and the unaccomplished fusion of *C6* with E^3 have been mentioned in the foregoing (pp. 330, 307). The rectilinear course of M^1, the close approximation of the stripe to the discal veins and the division of M^1 and M^2 into cell-portions should be noted here, while the singular character of the two D^2 spots which look belonging to the M^2 series owing to their position have been already referred to (p. 338).

CHAPTER V. DERIVATION OF PREPONA MEANDER PATTERN.

In the present chapter one more type of the *Prepona* pattern has to be examined, which may be named *meander* type. This pattern develops within the limits of two species, viz. *meander* and *amphimachus*, the former being choosen for the name of the type.

Seven specimens belonging to the mentioned species are reproduced in figs. 49—62. Some of them have been partly described in the foregoing to illustrate certain processes in the wing-pattern. We have now to recapitulate those of the said processes, which have an immediate bearing upon the derivation of the *meander* type.

We have seen that in fig. 50 the rectilinear proximal margin of the Umbra (U) closely approaches to the rectilinear M^1 (4. 5. 6), the two components are in contact in fig. 54 and that in fig. 58 the former component has passed over the latter. On the forewing the posterior portions of the first Media (M^12, M^13) dislocate basipetally (fig. 49), come to lie on the level with D^1 (fig. 53) and tend to form a complex stripe which could be designated M^1 (2. 3) + D^1 if the coalescence of its parts be complete. The anterior portion of the first Media [M^1 (4. 5. 6)] remains stationary and its black coloration is replaced by a brown one, so that the component itself becomes hardly discernible on the dark ground in figs. 55 and 57. Finally the 7th cell-portion of the third Externa (E^37) on the hindwing has been shown to be almost the sole remnant of the stripe existing in the hindwings of all the patterns referred to.

The patterns classified under the meander type show two different directions in their evolution, which may be exemplified one by the figs. 55 and 56, another by the figs. 61 and 62. The said directions have to be examined separately in the two paragraphs following.

§ 1. BROWN AND CREAMY AREAS.

In figs. 49, 50 the areas distal to the first Discalis (D^1) and to the three posterior portions of the first Media (M^11, M^12, M^13) on the forewing and to the Umbra (U) on the hindwing are somewhat darker than those proximal to the enumerated components.

In figs. 51, 52 the indicated difference is more pronounced owing to the darkening of the said distal areas.

The latter are still darker in figs. 53 and 54 and it is plainly visible that the proximal boundary of the dark area is set by the first Discalis and the "pierellised" portions of the first Media (M^12, M^13) on the forewing and by the proximal limit of the Umbra on the hindwing. It should be noted,

moreover, that the distal boundary of the same area is well defined on the forewing and that it is coincident with the third Externa there, whilst on the hindwing it is markedly suffused evidently according to the character of the Umbra.

In figs. 55, 56 the area under consideration shows a still darker shade, so that the anterior brown portion of the first Media [M^1 (4. 5. 6)] is hardly visible. Meanwhile neither the position nor the shape of the area exhibit any considerable deviations from those of the preceding specimen.

In figs. 57, 58 some further alterations already described take place in the dark area, viz. the degeneration of the anterior M^1 part on the forewing, which is now M^1 (5. 6) instead of M^1 (4. 5. 6), and the Umbra crossing over M^1 (4. 5. 6) on the hindwing (p. 333). The two indicated characters being interesting in themselves have no special importance, however, concerning the development of the *meander* type of pattern, and the latter is exhibited at its best in the preceding specimen, which we have to reexamine now. We have seen that the proximal boundary of the brown area on the forewing is built of the first Discalis and the basipetally shifted portions of the first Media. In other words it corresponds with the line of the complex component $M^1 + D^1$ resulted from the pierellisation. On the hindwing the same line corresponds with the Umbra and partly with the rectilinear portion of the first Media [M^1 (4. 5. 6)]. It should be noted that two places are exempt from the process of darkening. One of them is the interspace between $M^1$1 and the corresponding E^3 portion on the forewing, which either does not show a darkening at all (fig. 53) or does so in a restricted scale (fig. 57). The two indicated cell-portions are of quite different structure than their homologues in the anterior cells being strongly broadened and very dark (fig. 53). Therefore the general character of pattern in the 1st cell of the forewing deviates markedly from the rest. It is not unlikely that the indicated difference represents an example of the rule established by OUDEMANS. The Dutch author has observed (1903) that in many European Rhopalocera the color-pattern of the underside areas, which are concealed in a quiescent butterfly, differs from that of the areas which are exposed in such attitude. There are no data at my disposal how *Prepona meander* folds its wings when sitting, but on account of OUDEMANS' data the state of things in *meander* suggests the idea that its 1st cell of the forewing is not visible in the sitting individual.

Another place which is not subject the general darkening is the above described interspace between $E^3$7 and the corresponding eye-spot on the hindwing (cf. p. 323). It may be fairly wide (fig. 52), but even if decreasing it retains the distinctive coloration.

Let us pass now on to the area lying proximally to the just described dark one. In all the specimens represented in figs. 50—58 it shows almost

exactly the same coloration which is very light and in the specimens may be named creamy. No considerable darkening is recorded in it, which would be in correspondence with the aforesaid darkening of the distal areas on both wings. Therefore in the last members of the *meander* series as e.g. in figs. 55, 56, the wings are each subdivided into two halves, the proximal creamy, the distal brown. The two are very contrasting and the effect is strengthened by the rectilinear course of their delimiting line. Beyond of the difference in ground color the said effect is due to the degeneration of all the components which happen to be situated in the creamy areas.

Let us begin with the hindwing, which shows a more pronounced form of the process. In fig. 50 besides M^1 (4. 5. 6), which has been shown to belong to the dark area, the following components are present in the area proximal to the Umbra: the anterior and posterior portions of the first Media (M^17, M^18 and M^11, M^12 resp.), the two portions of the second Media in the 8th cell (M^28d, M^28p), the rather narrow first Discalis (D^1) and the two dots of the second one (D^2). All the enumerated components are rather well pronounced though they are mostly narrow. D^1 is especially narrow, while M^11 is faint. A better condition of the former may be seen in fig. 52, while the latter is considerably heavier in fig. 54. Thus in general each of the indicated components may be found in a well developed condition in the *meander* series. But the specimen of which the hindwing is represented in fig. 54 differs from the two preceding ones in its D^1 and M^28p having totally vanished, and its M^12 showing a marked degeneration. The other components in question are well developed yet in fig. 54, but the next specimen (fig. 56) shows a marked degeneration in all of them. It should be pointed out first that besides D^1 also M^11 has totally vanished from the pattern. M^12 and M^28d have become so vestigial that a slight advancement of the process would result in their total elimination. Not much stronger are M^17 and the posterior D^2 dot. The narrowing of the enumerated components has rendered them in fig. 56 less conspicuous than the black veins. The anterior of the two D^2 dots is the only component retaining a considerable size, but it is also smaller than in many other *Prepona* (cf. figs. 23, 25, 27—32). The *meander* specimen represented in fig. 62 exhibits some further advancements in the process in question. M^12 which is still present in fig. 56 is totally absent in fig. 62, and M^17 represents an interrupted series of few dark scales in the latter figure, while it is yet a typical stripe in the former. Hence it may be said that all the components situated in the creamy proximal half of the *Prepona meander* hindwing show a strongest tendency to disappear from the pattern and that in the final members of the meander series many of them are absent or almost so, while the remaining ones play a lesser role in the general aspect of the pattern than the above mentioned black veins crossing the creamy area.

VOL. 11 1930

Similar processes take place on the forewing though being of a more restricted scale. A fair development of the creamy area components on the forewing is seen in the fig. 53, where $M^2 4$, the anterior D^2 dot, $M^2 2$ and $M^2 1$ are present. In fig. 49 $M^2 4$ is somewhat heavier than in fig. 53 and the vestigial posterior D^2 dot is present. Thus all the components which ought to be present in the forewing creamy area are really there. Their rudimentation is readily seen in fig. 55, where no $M^2 2$ and no posterior D^2 dot are existing, the anterior D^2 dot is very small and $M^2 4$ is extremely narrow and even interrupted. The maximum development of the process is shown in another *meander* specimen (fig. 61). No $M^2 1$ is existing in it, which is fairly pronounced yet in fig. 55 and its $M^2 4$ instead of being a long stripe as in fig. 55 has become a very short component of quite vestigial character.

The above description shows that in both anterior and posterior wings the components situated in the basal creamy area undergo a strongest suppression and their total disappearance is nearly reached in the highest forms of the *meander* pattern. This tendency is of importance with regard to the general aspect of the *meander* specimens, as supposing the components in question to be totally eliminated from the creamy area and no pattern at all existing in the latter, the contrast between the creamy and brown halves of the wing would be rendered much more striking than in the case of the presence of numerous black stripes in the creamy area.

The emphasis should be laid upon the fact that a similar process develops also in the dark area of the wings though following a somewhat different way. It has been pointed out (p. 343) that the anterior stationary portion of the first Media [M^1 (4. 5. 6)] has grown brown instead of black and owing to the darkening of the surrounding becomes hardly conspicuous (fig. 55), which is evidently connected with the general degeneration of the component: it has been noted that in fig. 57 its 4th cell-portion has disappeared.

The eye-spots display a similar tendency. They are well developed e.g. in figs. 52 and 54 and are degenerating in some other specimens. E.g. the 4th eye-spot is quite vestigial in fig. 56, while in fig. 60 the most eye-spots are vestigial or nearly so. Also E^3 of the forewing, which is well pronounced in fig. 51, is scarcely discernible from the adherent dark area in fig. 55 especially in the anterior cells, where it represents but a boundary of the said area. On the other hand in figs. 59 and 61, which exhibit a somewhat different tendency in the dark area attaining the termen, E^3 seems liable to a total elimination which tendency is especially pronounced in fig. 61.

The elimination of M^1 (4. 5. 6) and E^3 of the forewing is concomitant with their coloring — it has been mentioned already that E^3 has lost its black coloration in the *meander* pattern and has grown brown with the exception of the 1st cell-portion. Similar is the case of the eye-spots, of which

only those of the 1st cell tend to retain their black. In this the two components under consideration differ from the above described ones situated in the creamy area which remain black during the process of their degeneration, and do not exhibit any change in color.

Finally the components forming the boundaries between the creamy and the dark areas are also liable to the elimination. It has been indicated already that $E^3 7$ on the hindwing, which is sufficiently strong in fig. 52 and others, is absent as a stripe in fig. 56 in spite of the fact that the limits of the adherent light marking remain unaltered. Similarly behaves $M^1 3$ which is absent in fig. 55, but its former position is indicated by the limit of the dark and the creamy areas. D^1, $M^1 2$ on the forewing of the same specimen and M^1 (4. 5. 6) on its hindwing are also degenerating.

We come thus to the conclusion that almost all the stripes and spots of the *meander* pattern exhibit a strongest tendency to degeneration. Because the ways of the latter are shown to be different in the brown and creamy areas it seems likely that the indicated processes are dependent in a certain degree upon the formation of the said areas. It may be said therefore that the evolution in the *meander* pattern is so directed that the great majority of the prototypical components (except for those in the 1st cell of the forewing) show a strong tendency to disappear, while the brown and creamy areas persist, which have arisen in connection with the vanishing components. Therefore the highest patterns of the *meander* type tend to become very simple instead of being composed of a great number of components, which is the case in the initial members of the *meander* series. The only stable parts of the former are the said brown and creamy areas and the small creamy marking amidst the brown area in the 7th cell of the hindwing. The rectilinear course of the boundary between the two differently colored halves of the wings is perhaps the most striking peculiarity of the pattern under consideration. Some hypothetical ultra-*meander* pattern might be imagined which would consist only of the indicated brown and creamy areas without any traces of stripes and spots.

As to the morphological nature of the components which such a hypothetical ultra-pattern would consist i.e. really of the dark areas on both wings it seems doubtless that on the hindwing that area corresponds to the Umbra of the prototype. It seems most likely that the brown area of the forewing partly originates from the same source. In any case it is so in the periphery of the area, which adheres the third Externa just following the way observed e.g. in *Satyrus* (cf. my paper of 1929 a, p. 568). More difficult is to derive from the prototype the proximal part of the forewing dark area. It either corresponds to the Umbra extended far proximally, which does not seem very likely, or it represents perhaps the result of the process of melanisation similar to that observed in *Morpho* (cf. my paper of 1926 a,

VOL. 11 1930

p. 504) and some other genera which explanation seems more plausible. The same factor is probably responsible for the above mentioned darkening of the interspace between E^3 and the termen (fig. 59, p. 356).

§ 2. UMBRO-MEDIAL COMPLEX STRIPE.

The tendency of the total elimination of all the prototypical stripes is described in the preceding paragraph. In the present one this of a so to say opposite direction is dealt with.

We have seen that e.g. in *Prepona lycomedes* (fig. 48) and *Prepona amphimachus* (fig. 50) the Umbra (U) is stripe-like. The emphasis should be laid on the fact, however, that the component differs in its comparatively light coloration from the majority of the other components.

Very interesting is the next *amphimachus* specimen (fig. 52). Because the whole of the area is equally darkened, which lies between the proximal limit of the Umbra designated U (1. 2. 3), U (7. 8) and the termen, it is difficult to say where the distal margin of the Umbra is passing, thus the state of things being different from e.g. that seen in fig. 54 with its markedly diluted distal border of the component in question. The most interesting, however, is that some scattered accumulations of a dark pigment appear on the proximal margin of the Umbra. They are hardly conspicuous in the 1st and 2nd cells, but in U (7. 8) they are so dense that their inclination to form a stripe is evident.

In *Prepona meander* (fig. 62) the amount of the dark pigment has greatly increased in both U (1. 2. 3) and U (7. 8). A well developed stripe has thus arisen which runs straight from the middle of the costa towards the tornus. It should be emphasized, however, that the structure of the stripe just described is considerably deviating from that of the genuine prototypical stripes. The dark pigment which the former is built of is in a scattered condition like that of U (7. 8) in fig. 52, so that the component under consideration exhibits a great number of minute interruptions and distortions, which is not the case in the prototypical stripes of *Prepona* pattern. But the middle portion of it lying in the 4th, 5th and 6th cells is of a different type being continuous and not distorted, that being especially readily seen in its proximal margin. A comparison of fig. 62 with figs. 50, 52 and also 48 will plainly show that this portion of the component in question derives from another source, viz. from the first Media, for which reason it is designated M^1 (4. 5. 6) in fig. 62. Evidently, the last named component has coalesced with the portions of the Umbra situated in the same cells. The trace of the fusion is especially conspicuous in the 4th cell, where the complex stripe resulted in is broader than in the other cells and the above mentioned difference in structure between the two coalesced components is readily seen:

the distal half of the stripe being distorted and with many "perforations", the proximal one not distorted and continuous.

In *Prepona amphimachus* (fig. 60) the distinction just described has nearly vanished. The stripe in question is very strong on its whole and is intensely pigmented. Its borders are distorted everywhere except for the proximal border in the middle cells, where M^1 (4. 5. 6) takes part in it. Because the distal margin of the mentioned portion is distorted while the proximal one is not so, it becomes evident that really the Umbra and the first Media have fused in this area. The indicated distinction between the Umbral and Medial parts of the complex component resulted in is by no means very conspicuous, and without having studied the process referred to it would be rather difficult to suspect that the stripe designated U (7. 8), M^1 (4. 5. 6) and U (1. 2. 3) in fig. 60 is a complex one.

VOL.
11
1930

Thus we have seen that two processes develop in the series of specimens dealt with in the present paragraph. One of them is the formation of a stripe at the proximal margin of the Umbra, which is not included in the prototype and which may be called Umbral stripe. A very similar process has been described by me in *Pierella* (1928 a, p. 458). The state of things in the latter genus and that in *Prepona* are so closely resembling each other that undoubtedly the Umbral stripes are homologous in both genera. It should be pointed out, however, that in *Prepona* a considerable difference in structure persists between the Umbral stripe and the remaining components, while in *Pierella* no such distinction can be drawn and the only way to discover the nature of the component in question is to trace its origin.

The other process is the coalescence of the Umbral stripe with the middle portion of the first Media and the appearance of a complex component resulted in. The latter might be designated either $U + M^1$, or $U + M^1$ (4. 5. 6), or U (1. 2. 3) + [U (4. 5. 6) + M^1 (4. 5. 6)] + U (7. 8). In the latter formula the fact is expressed that in the 4th, 5th and 6th cells both U and M^1 persist. The development of the complex component is important from the point of view of the morphology of the *meander* pattern. But generally it is not unparallelled for a number of complex components of very various composition are described in my previous papers and also in the present one (p. 398).

To complete the consideration of the *meander* type of pattern the attention should be paid to the fact that within the limits of two species *meander* and *amphimachus* really two directions of the pattern evolution are recorded, which are partly coincident, partly diverging. One of them culminates in figs. 55, 56 and its most typical feature is the division of the wings into creamy and brown areas. Another is represented at its best in figs. 61, 62. No contrasting coloration is existing in the last named figures since the distal halves of the wings corresponding to the brown ones

in figs. 55, 56 are but slightly darker than the creamy basal areas. The most salient peculiarity of this pattern is the dark stripe crossing the middle areas of both wings. This is the principal distinction between the two directions of the evolution. Their most interesting resemblance beyond of many recorded in this chapter which concern principally the elimination of components, is that the said dark stripe and the boundary between the brown and creamy areas are nearly homologous.

CHAPTER VI. HINDWING PATTERN IN THE GENUS AGRIAS.

In this and the next chapters the wing patterns of the genus *Agrias* will be dealt with. Concerning the wing-pattern *Agrias* undoubtedly represents a derivation from the genus *Prepona*. There are several directions in the pattern evolution of the former, which are thoroughly different from all the above described in the latter, and the ultimate patterns reached in the said directions may be regarded as most salient characteristics of the *Agrias* pattern. But the point is that the indicated highest patterns cannot be derived either from the prototype or from any *Prepona*. There are, however, some less specialised representatives among the *Agrias* forms, which show an evident connection with some of the *Prepona* patterns and thus allow to derive from the prototype the highest patterns which occur within the genus.

Among a number of distinctions between the patterns of *Prepona* and *Agrias* there is one to be mentioned beforehand as the arrangement of the data in the below description is dependent upon it. The fact is that in many *Prepona* a very close resemblance is observed between the patterns of both anterior and posterior wings, as e.g. the *meander* pattern (pl. III) and some others. Different is the case of *Agrias*. The evolution of its hindwing pattern follows quite a different way than that of the forewing. Therefore I have found it convenient to begin the description with the very complicated and various processes which take place on the hindwing and to conclude it with the description of the comparatively simple evolution of the forewing patterns.

§ 1. SARDANAPALUS TYPE OF PATTERN.

The hindwing pattern existing in *sardanapalus* (fig. 70) and *lugens* (fig. 69) forms of *Agrias claudia* may be regarded as a central in the genus since on the one hand it is a typical *Agrias* pattern of a most peculiar aspect and of a very highly specialised morphological composition, on the other hand certain other highly specialised patterns are originating from it. We will call it the *sardanapalus* pattern.

VOL. 11 1930

A. Some Prepona patterns.

Among the species of *Prepona* there is a number of forms which show a considerable approximation to the genus *Agrias* in having acquired more or less wide areas of red on the upperside, while the most typical *Prepona* upperside is that of metallic blue or green on the dark ground without any trace of red. As to the *Agrias* its many most typical forms exhibit wide red areas of quite a singular shade on the upperside. Some of the red colored *Prepona* show a noticeable deviation also in their undersides from the average *Prepona* pattern towards the *Agrias* type. Two of them, viz. *Prepona buckleyana* (fig. 64) and *Prepona præneste* (fig. 65), have to be examined before to pass on to the *Agrias* forms.

There are two distinctive characters in the hindwing pattern of the former species (fig. 64). Firstly its pattern components are of a rather light brownish carrot shade instead of black of the more typical species of the genus. The remnants of black are restricted to the central areas of the 2nd and 5th eye-spots. Secondly the majority of pattern components surpass in breadth the average breadth of *Prepona* stripes (cf. pl. II). As to the homologies of *buckleyana* pattern they do not require detailed explanation. A series of eye-spots is partly degenerating but complete, the 2nd and 6th of them being the most prominent, which is in accordance with the characteristics of the *Prepona* ocellar series (p. 331). The first Media (M^1) is present in all the cells, the two anterior portions of it ($M^1 7$, $M^1 8$) being separate, those in the 5th and 6th cells being dislocated basifugally. The cell-portions of the second Media exist in the two antetrior cells, only that in the 8th one being dissolved into distal and proximal parts ($M^2 7$, $M^2 8d$, $M^2 8p$), while in the discal cell the two halves of the second Discalis occupy the place of the vanished M^2 portion ($D^2 a$, $D^2 p$).

The pattern of *Prepona præneste* (fig. 65) deviates but slightly from that of the preceding species. The better pronounced eye-spots, the presence of Circuli in certain cells ($C2$), the greater length of D^1 and the absence of white markings between U and M^1 in the 4th and 7th cells, which are so conspicuous in fig. 64, those are the most noticeable distinctions of *præneste* from *buckleyana*. Besides this, however, the former species shows a character which is less conspicuous than the enumerated ones but which is important for the below derivation. I mean the basifugal dislocation of the 1st cell portion of M^1, the latter being connected with the 2nd one in the fig. 64 and separated from it, and therefore designated $M^1 1$, in fig. 65. It should be emphasized, however, that the indicated dislocation belongs to the most common in *Prepona* and is much better pronounced e.g. in *Prepona lycomedes* (fig. 63) and in many others.

B. Agrias ædon salvini.

Thus it is evident that neither *Prepona buckleyana* nor *Prepona præneste* exhibit any character incompatible with the other patterns of the genus described in the foregoing text. Let us now pass on to the most important part of the present chapter, i.e. to the comparison of *Agrias ædon salvini* (fig. 66), with the two species of *Prepona* just examined and with the some other ones.

The hindwing of *salvini* (fig. 66) deviates from the majority of *Agrias* (cf. the next figures) in its pattern components being much less heavy and dark than in more typical forms. Some of the components in fig. 66 as e.g. E^2, E^3 and U are brown of a very light shade, the others as portions of M^1 and M^2 are chocolate brown, and only the eye-spots are approximating to black. On the other hand the pattern components of *salvini* are not so heavy as in the greater part of *Agrias,* though they are not so narrow as in typical *Prepona.*

Let us begin with the middle area of the wing, where the interrelations are the clearest. It is quite doubtless that no homologous distinction can be drawn between the Mediæ and Discalia of *Agrias salvini* (fig. 66) and those of *Prepona præneste* (fig. 65). In both of them the two anterior cells show four markings resulted from the dissolution of M^1 and M^2 into cell-portions, which are lettered in both compared specimens M^17, M^18, M^27 and M^28d. The rest of M^2 has vanished in both. The rest of M^1 is more or less continuous with the exception of the 1st cell-portion (M^11) which has become independent in both. In *salvini* the distance between M^11 and M^1 is greater than in *præneste* but the homology is doubtless since in fig. 66 the anterior end of the former is bent proximally and runs along the 2nd vein towards M^1 gradually narrowing just as it occurs of a stripe beaking up into dislocating cell-portions. The second Discalis is represented in both specimens by a couple of spots (D^2a, D^2p) occupying the place of the absent discal portion of M^2. The first Discalia shows a slight difference being continuous in *præneste* (D^1) and subdivided into anterior and posterior portions in *salvini* (D^1a, D^1p). It should be noted, moreover, that in *salvini* D^1 extends over the 6th cell, which is not the case in *præneste.* But in some other *prepona* exactly the same has been recorded already (cf. figs. 30, 31).

Thus the morphologic composition of Mediæ and Discalia is quite the same in *Prepona præneste* and *Agrias salvini.* As to the position of the components under consideration two distinctions in the first Media should be pointed out. One of them is that the portions of M^1 lying in the 5th and 6th cells are not so far displaced distally in *salvini* as it is the case in *præneste,* thus the whole of the course of the anterior part of the stripe being more prototypical in the former than in the latter. The essential of another

distinction is in the 2-nd cell-portion of M^1. In *præneste* it is more or less dislocating basipetally and thus tends to come to lie on the geometrical prolongation of D^1. This tendency has been dealt with in the paragraph on pierellisation (p. 340) and reaches a very high degree in *Prepona werneri* (fig. 25). Quite an opposite tendency exists in *Agrias*. It is obvious that M^1 in the 2nd cell in fig. 66 lies on the geometrical prolongation of the 3rd portion of the same stripe and thus lies at almost 90° angle with the direction of D^1. The greater distance between the 2nd M^1 cell-portion and $M^1$1 in *salvini* than in *præneste* is due to the just described approximation of the former portion to the median vein.

The next component to be examined in *salvini* is its Umbra (U). In *præneste* and *buckleyana* the Umbra like many other *Prepona* (figs. 15, 16) represents a very broad shade almost filling up the interspace between E^3 or the eye-spots and M^1. Meanwhile the direction of the component or at least of its proximal boundary may be described as more or less parallel with the termen and the first Media. In some other *Prepona* as e.g. *lycomedes* (fig. 63) the Umbra is narrow and approximating to a stripe-like condition. But its course is not parallel either with the termen or M^1 and the component is rectilinear running from the tornus to the middle of the costa. *Agrias salvini* exhibits a sort of intermediate condition in its Umbra between the two just described *Prepona* cases viz. U in fig. 66 is fairly narrow like that in fig. 63 but follows a direction which is almost exactly parallel with both M^1 and the termen.

The homology of the very well developed series of large pupillated eye-spots of *salvini* is selfevident and any further discussion of it is unnecessary. More attention should be paid to the stripes which run on either side of the eye-spots series. The distal of them (E^2) corresponds, I believe, to the second Externa of the prototype on account of its resemblance to E^2 of *Prepona lycomedes* (fig. 48). The stripe proximal to the eye-spots (E^3) represents most likely the homologue of the third Externa and thus I suppose the latter having migrated through the eye-spots series as it has been described in *Prepona* in the chapter I (cf. text-fig. 3, p. 311). No traces of contact of the eye-spot with the supposed third Externa have been discovered in the *Agrias* materials which I have studied. This is most likely due to the fact that the positional inversion of the two components is quite completed in all the representatives of the genus just as it is the case in many *Prepona* too (cf. fig. 63 and also figs. 10, 15, 17). If so a very close homologous resemblance is undeniable between the peripheric zone of *Agrias salvini* and that of *Prepona lycomedes* (fig. 63), in both of them complete series of eye-spots being placed distally to the well developed E^3. Some doubt might rise about the homologisation referred to if comparing immediately *Agrias salvini* with *Prepona præneste* (fig. 65). The point is that the latter

VOL. 11 1930

species lacks E^3, which state of things is almost reached in some other *Prepona* as well (cf. fig. 62, in which only $E^3 7$ is present). But the eye-spots in fig. 65 are provided with the concentric semilunar components (*C2* and similar markings in the other cells), which correspond to the Circuli of the prototype and resemble greatly the same components in many figures in the plate I. It does not seem very unlikely that the stripes designated E^2 and E^3 in fig. 66 originate from the distal and proximal halves of the Circuli respectively fused together on either side of the eye-spots series, the latter modification not being uncommon in certain other genera of Nymphalidæ and Satyridæ. But this alternative is hardly tenable on the basis of the following data. Undoubtedly the hindwing of *Agrias salvini* being generally very highly specialised is one of the most generalised wings which occur in the genus *Agrias*. If so it is natural to expect a close resemblance of *salvini* with the representatives of the allied but less highly specialised genus *Prepona*. In spite of the thorough distinction between the general aspects of *salvini* and *Prepona lycomedes* (fig. 63) the two patterns show a great number of homologous resemblances: their eye-spots series, concave E^3 cell-portions, peculiarly dislocated M^1 and two D^2 spots are alike in both. The similarity of the Umbræ with the exception of their direction has been mentioned already. The most considerable homologous difference between *salvini* and *lycomedes* is the absence of E^2 in the latter. But this is not important, for in another *lycomedes* specimen (fig. 48) E^2 is present. Supposing now the components designated E^2 and E^3 in *salvini* to correspond with the coalesced Circuli of the prototype, the described resemblance of the two species cannot be considered as based on homologous interrelations which does not seem very likely. It should be pointed out, moreover, that in none of the *Prepona* patterns the Circuli reach such a development as they are supposed to do in *Agrias salvini*, since if being strong they are not numerous (*C2*, *C6* in figs. 14, 16, 23, 25), if being numerous, they are not strong (fig. 65). Meanwhile a number of *Prepona* are totally deprived of any traces of Circuli. Many of those *Prepona* are multiocellate as e.g. *meander* (figs. 54, 62) and *antimache* (fig. 6). Moreover in none of the *Prepona* patterns I have recorded the distal halves of the Circuli which E^2 of *Agrias salvini* is supposed to evolve from. On the contrary in spite of the above mentioned far reaching degeneration of the third Externa I have seen no typical *Prepona* which would be totally lacking any remnants of the component. Even when the degeneration reaches its maximum development (fig. 56) an evident trace of the third Externa ($E^3 7$) persists. E^3 is one of the most conspicuous components in all the types of the *Prepona* pattern dealt with except for the *meander* type and *buckleyana-præneste* pattern. Thus it is obvious that the third Externa in *Prepona* is a much more constant component than the Circuli.

Besides this if the component designated E^3 in *salvini* corresponds to the proximal halves of the Circuli some remnant of the genuine E^3 must be found in *Agrias* patterns. In none of them I was able to discover anything like this. One might suppose that the component designated *U* in fig. 66 really represents E^3 strongly displaced basipetally. But firstly it is contradicted by the distorted or suffused status of *U* in many *Agrias* (figs. 66—70), secondly it is impossible to accept that one component comes to lie on the normal place of neighbouring one, if this is not evidenced by some particular data. Not having the latter at my disposal and on the base of the whole of the above evidence I come to the conclusion that the homologisation of the *Agrias salvini* pattern given first is the most natural. Because in *Prepona* the Circuli are not constant and their distal halves are totally wanting it is difficult to derive from them a pair of stripes which belong to the strongest in the *Agrias* pattern. Not less difficult is to admit the total elimination of E^3 from the latter as the indicated stripe belongs to the strongest and most constant components of the *Prepona* pattern.

Thus I consider the hindwing pattern of *Agrias salvini* to be a derivative from the *Prepona* type of pattern, the distinction between the two being principally restricted to a few comparatively slight differences in the shape and position of some of the pattern components, while the fundamental morphological composition is the same in both.

VOL.
11
1930

C. Derivation of sardanapalus pattern.

The above described homologisation of the *Agrias salvini* pattern is the most important statement concerning the morphology of the hindwing pattern of *Agrias*. It serves a basis which all the other patterns of the genus are comparatively easy derived from, though it should be emphasized that some processes observed in those derivations are of a very peculiar character and that the final patterns resulted in deviate greatly from the initial one.

a. *Ædon pattern.*

Let us begin with another specimen of *Agrias ædon* (fig. 67) belonging to the principal form of the species. Its general aspect is very different from that of the preceding specimen. But a closer comparison shows that beyond of a few components to be considered below the morphologic composition is the same in both specimens, the difference between the two being principally due to the fact that almost all the components in fig. 67 are somewhat heavier than in fig. 66 and many of them are considerably darker. The resemblance is so plain if only comparing with each other the components lettered identically in the two figures, that no description of all of them is

necessary. We have to make only some remarks upon the most important distinctions between the two. The most conspicuous of the distinctions is that in fig. 67 both E^2 and E^3 are much darker than in fig. 66, so that no difference in hue between them and the Mediæ is existing in *œdon*, which is so conspicuous in *salvini*. Almost the same is the case in the Umbra, so that the components vary much less in their coloration in fig. 67 than in fig. 66.

Now the following homologous differences should be pointed out. Three components are existing in *œdon* which are absent in *salvini*. They are the proximal half of the 8th cell-portion of the second Media ($M^2 8p$), the 1st cell-portion of the same stripe ($M^2 1$) and the Basalis (B). The homology of the *œdon* $M^2 8p$ becomes quite obvious if comparing it with the same component in *Prepona lycomedes* (fig. 63) or *laërtes* (fig. 30). Some faint vestige of it seems present also in *Prepona præneste* (fig. 65). Not less evident is the nature of $M^2 1$, which occupies just the same position at the basis of the 2nd cell as in *Prepona lycomedes* (fig. 63) or *gnorima* (fig. 31) and shows the same transverse position as in the two last named *Prepona* specimens. The fact of its being shorter than in the latter resembles some other *Prepona* as e.g. *demodice* (fig. 27). The nature of Basalis (B) has been discussed in the chapter II (p. 319).

To complete the general description of the *œdon* pattern it should be added that the 1st cell-portion of the first Media ($M^1 1$) occupies a more distal position than in *salvini* and lies on the geometrical prolongation of U, which is not the case in the last named form.

The foregoing description shows that some small dislocations in *salvini* pattern components, the darkening of those which are light in it, and the addition of a few components to its pattern formula are the principal factors which the *œdon* pattern (fig. 67) owes its derivation from that of *salvini*.

b. *Externæ and eye-spots.*

To elucidate the origin of the *sardanapalus* pattern we have now to trace in several specimens the evolution of every component which the pattern in question is built of. We begin with the periphery of the wing.

No first Externa (E^1) can be discovered in either the two *Agrias* forms already described or *Agrias intermedia* (fig. 68). But in both *Agrias lugens* (fig. 69) and *Agrias sardanapalus* (fig. 70) the existence of E^1 is undeniable. The stripe is very narrow but rather intensely pigmented and broadened in fig. 70 near the ends of the veins.

The second Externa (E^2) does not show any important alterations in the series of specimens under consideration, being in all of them a strong intensily pigmented stripe. The convex form of its 1st and 2nd cell-portions

so pronounced in *salvini* (fig. 66) disappears in *ædon* (fig. 67) and is replaced by a slightly concave shape e.g. in the 2nd cell of *intermedia* (fig. 68).

Nearly the same is the case of the third Externa (E^3). It should be pointed out, however, that its cell-portions which are strongly concave in *salvini* (fig. 66) become rectilinear or almost so in the majority of *sardanapalus* cells (fig. 70). In the last named specimen E^3 is much narrower than in *ædon*, but its outline is very definite and the pigmentation very intense, so that the component looks very strong.

The eye-spots undergo a strong increase. They are already very strong in *salvini*. In ædon (fig. 67) they are stronger, but some of them are still shaped circular as e.g. that of the 3rd cell. In *intermedia* (fig. 68) their further increase makes them elongate, which shape is still more pronounced in *lugens* (fig. 69). The maximum development of the eye-spots shows *sardanapalus* (fig. 70), in which they almost can be called giant, and it is remarkable that they give the impression of avoiding the contact with the veins. This seems to be the cause of their increase principally in the direction of the length of their cells and of their tendency to acquire rectangular shape, the latter being especially pronounced in the 3rd cell in fig. 70. The eye-spots of *sardanapalus* are provided with very large peculiarly painted pupils. The periphery of a *sardanapalus* pupil is metallic blue of a dark shade, the next zone is light blue and the center is white. The eye-spots themselves are intensely black and therefore contrast with their brilliant pupils. It is remarkable that none of the *sardanapalus* eye-spots is inclined to decrease or disappearance, which is the general rule in *Agrias* (cf. pl. IV). Usually in the cases of very large eye-spots in Nymphalidæ their number is one or two in a wing (cf. fig. 5 of *Junonia* and figs. 45 and 48 of *Satyrus* in my papers of 1926 and 1929 a resp.). Different is the case in *Agrias*. All the members of the *sardanapalus* ocellar series are of nearly the same great size, which together with their remarkable contrasting coloration makes them perhaps the most striking components among the others.

c. *Umbra and more proximal components.*

The darkening of the Umbra in *ædon* (fig. 67) compared with *salvini* (fig. 66) has been mentioned already. In the three next specimens the component gradually becomes darker and in *sardanapalus* (fig. 70) it looks like a very strong stripe, but its distorted margins serve its distinctive character compared with the other components and remind about its origin. Near the costa *U* is confluent with the rather strong stripe which runs along the 8th cell and, as the comparison with figs. 67 and 68 shows, probably is originating from the anterior ends of E^2 and E^3. But undoubtedly the most salient pecu-

VOL. 11 1930

liarity of the *Agrias* Umbra is the behaviour of its 1st cell-portion, which will be considered in the next section.

Let us postpone a little the description of Mediæ and turn to the Discalia and Basalis. Neither the first (D^1) nor the second (D^2) Discalis show any remarkable alterations. Both of them are much heavier in figs. 68—70 than in fig. 66. D^1 is either continuous (figs. 69, 70) or dissolved into anterior (D^1a) and posterior (D^1p) portions. D^2 is invariably divided into anterior (D^2a) and posterior (D^2p) spots. The Basalis (B) is restricted to the discal cell and either fills up its proximal corner (figs. 69, 70, 74), or represents an oblique (fig. 68) or even an almost longitudinal (figs. 67, 72) stripe. A small stripe posterior to $M^2 8p$ in fig. 70 possibly corresponds to the 8th cell-portion of B.

To finish up with the discal cell we have to examine the discal portion of the second Media. It has been shown in the above (p. 338) that in some *Prepona* forms both anterior (fig. 31) and posterior (fig. 23) parts of $M^2 4$ may be placed proximally to the D^2 spots. It seems most likely that the homologue of $M^2 4$ is present in *Agrias amazonica* (fig. 73), where it crosses the discal cell proximally from D^2p and D^2a being partly coalesced with the latter and being almost in contact with the hind end of $M^2 7$. A very similar state of things exists in *claudia* (fig. 74). The anterior part of $M^2 4$ becomes vestigial in *sardanapalus* (fig. 70) and is absent in *lugens* and *intermedia* (figs. 69, 68). The posterior part of the component acquires an almost longitudinal direction in the three last named specimens. In *salvini* and *œdon* (figs. 66, 67) $M^2 4$ is totally wanting.

We pass now on to the first Media and the extra-discal portions of the second Media, which have to be considered together as a couple of very peculiar complex components, result from their correlative modifications. We have seen that in the 8th cell of *salvini* (fig. 66) there is a portion of the first Media ($M^1 8$) and the same of the second one ($M^2 8d$). The former is more or less circular, the latter pear-like and oblique. In *œdon* (fig. 67) the proximal margin of $M^1 8$ has become distinctively convex (with regard to the basis of the wing), in *claudia* (fig. 72) the indicated convexity is better pronounced and moreover the fore end of the component has markedly dislocated in the basipetal direction along the costa. $M^2 8d$ in the same specimen has considerably lengthened compared with its homologue in fig. 67, its direction has become so oblique that the component may be rather described as longitudinal than transverse. On comparing fig. 72 with *lugens* (fig. 69) it becomes doubtless that the peculiar bow-like stripe designated $M^1 8 + M^2 8d$ in the latter owes its origin to the coalescence of the two components, which are still independent in the former. This is a typical example of a complex component. The same state of the things with minute deviations is existing in figs. 68, 70 and 74.

A "homologous process" is observed in the 7th cell. In *salvini* (fig. 66) there is a wide interspace between $M^1 7$ and $M^2 7$. In fig. 72 the indicated interspace is narrower, which is due to the fact that $M^1 7$ has bent and has formed a sort of protrusion on its proximal side, while $M^2 7$ has lengthened so that its anterior end occupies a more distal position than in fig. 66. In fig. 73 both indicated peculiarities are more pronounced, so that the anterior end of $M^2 7$ has approached the protrusion of $M^1 7$ rather closely. In fig. 74 the two components under consideration are of somewhat different shape and position, but it is important that the anterior or to say better the distal end of $M^2 7$ is connected with $M^1 7$ by a brownish shade. Evidently a coalescence is ripening. In fig. 68 $M^1 7$ has really coalesced with $M^2 7$ and thus a complex component $M^1 7 + M^2 7$ has arisen. It shows, however, a sort of a neck between its constituent parts, which is markedly narrower and of a lighter hue than the rest. In *lugens* and *sardanapalus* (figs. 69, 70) the process has reached its utmost development: their $M^1 7 + M^2 7$ is a very heavy stripe of a very peculiar hammer-shaped form. The "handle of the hammer" enters the anterior area of the 7th cell, is markedly curved and evidently has evolved from $M^2 7$, thus the latter having become a longitudinal component instead of transverse. The other end of the "hammer" corresponds to the $M^1 7$ portion of the complex component. The shape and size of $M^1 7 + M^2 7$ resemble those of the above described $M^1 8 + M^2 8d$. The resemblance is closer in fig. 69 than in fig. 70. Thus in the two neighbouring cells two complex components develop in quite identical so to say "homologous" ways.

Passing now on to the rest of the first Media it should be pointed out that its portions situated in the 2nd, 3rd, 4th and 5th cells do not undergo any strong modifications. All of them are very heavy and in figs. 67—73 they form a strong continuous stripe of a very regular undistorted course. Only the 2nd cell-portion calls for attention. It has been noted already that in *salvini* (fig. 66) it lies on the geometrical prolongation of the cord M^1 portion. Thus compared with *Prepona præneste* (fig. 65) the hind end of the portion in question is displaced basipetally. In fig. 67 a further development of the process is observed. The M^1 portion in the 2nd cell is rectilinear and the interspace between it and the corresponding portion of the median vein is considerably narrower than in the preceding specimen. In figs. 68—70 the component under consideration is nearly parallel with the median vein and passes very closely to the latter. In figs. 72 and 73 owing to the broadening of the component it fills up the basal corner of its cell. On comparing the shape and position of the 2nd cell M^1-portion in *Prepona præneste* and higher *Agrias* it becomes clear that the anterior end of the component may be regarded as quiescent while the posterior one displaces in the basipetal direction. The result is that firstly the transverse com-

VOL. 11 1930

ponent acquires a longitudinal direction and secondly that the first Media becomes so to say embracing the discal cell.

d. *Dislocations in the 1st cell.*

The modifications which the first and second Mediæ and the Umbra undergo in the 1st cell of *Agrias* are very singular.

We begin with the second Media. It has been noted already that in *Agrias œdon* (fig. 67) $M^2$1 is short, but its transverse position is in accordance with both the *Prepona* patterns and the prototype. In fig. 71 $M^2$1 is much longer than in fig. 67, but it is very interesting that only its short anterior part retains a transverse position, while the rest is turned round basipetally and runs almost exactly parallel with the median vein. In figs. 68 and 70 the said transverse part of $M^2$1 is hardly discernible and it may be said that the total of the component is parallel with the median vein, i.e. $M^2$1 similarly to the above described $M^1$2 has lost its transverse position and has acquired an oblique one. On the other hand in the two last named figures $M^2$1 is placed almost on the geometrical prolongation of the first Media (M^1). In fig. 69 $M^2$1 has fused so closely with M^1 that both practically represent one stripe, the complex nature of which could be hardly suspected. Because $M^2$1 adheres in fig. 69 the median vein closer than in any other specimen of the *sardanapalus* type of pattern the above mentioned embracing of the discal cell by the stripe becomes still better pronounced.

If $M^2$1 lies on the geometrical prolongation of the 2nd M^1 cell-portion and coalesces with it thus occupying the normal place of $M^1$1, where the latter must be looked for? It has been pointed out that already in *salvini* (fig. 66) $M^1$1 has dislocated basifugally and approached the Umbra (U). In *salvini* the interrelations are not very clear owing to the Umbra not being intensely pigmented. This is not so in *Agrias intermedia* (fig. 68), which boasts a very dark and well defined U and still darker $M^1$1, the latter being situated nearer to U than to the hind end of M^1.

The next step of the process is shown in *œdon* (fig. 67), in which $M^1$1 lies on the geometrical prolongation of U. The interrelations are particularly plain owing to U being lighter and narrower than $M^1$1. In *lugens* (fig. 69) the just indicated distinction is much less pronounced, both $M^1$1 and U being almost similar concerning their breadth and coloration. The two components are in contact and form practically a single stripe. Its exact formula may be written as follows: $M^1$1 + U (2. 3. 4. 5. 6. 7). Finally in fig. 70 $M^1$1 is even a little more distal than U.

Thus the basifugally dislocated $M^1$1 occupies the place of the 1st cell-portion of the Umbra. But if this is so, where the latter should be looked for? In our initial *salvini* specimen (fig. 66) no trace of the Umbra is present in

the 1st cell. But in *intermedia* (fig. 68) the component in question ($U1$) is plainly visible. It is considerably narrower than the anterior part of the component (U). I have no doubts, however, concerning its homology, the latter being supported by the somewhat diluted structure of U^1 and by the fact that it lies on the geometrical prolongation of U and is in contact with it. Very interesting is *Agrias claudia* (fig. 71). Its $U1$ has very closely approximated to E^3, has become even shaped concaved and is scantily pigmented. But nevertheless its contact with U still persists. In *sardanapalus* (fig. 70) only the very hind part of $U1$ is existing yet in vestigial condition, the rest being totally vanished. The fact of the coalescence of that vestige with E^3 suggests the idea that the disappearance of the rest is due to the coalescence. But it seems more likely that the two processes, i.e. depigmentation and coalescence, are simultaneous and therefore it is hardly possible to consider E^3 in the first cell of *sardanapalus* to be a complex component resulting from the fusion with the $U1$. Finally in *lugens* (fig. 69) there is no trace of $U1$ at all.

Thus a very remarkable process takes place in the 1st cell of the *Agrias* hindwing, which involve three stripes. All of them dislocate basifugally: $U1$ advances to the stationary E^3, fuses with it and disappears, its place is occupied by M^11, while the place of the latter is occupied by M^21.

e. *Discussion.*

The foregoing description shows which are the principal characters of the *sardanapalus* type of *Agrias* pattern. The derivation of it is dependent upon four phenomena. The first of them is that almost all the components of the prototype do exist in *sardanapalus*. The formula of the latter if not introducing in it the indices of the numerous cell-portion arising from the prototypical stripes is the following:

$$E^1.\ E^2.\ E^3.\ OC\ (1.\ 2.\ 3.\ 4.\ 5.\ 6.\ 7)\ U.\ M^1.\ M^2.\ ——\ D^1.\ D^2.\ B.\ ——$$

The formula consists of 16 indices, i.e. only 4 out of 20 of the prototype are absent in it. The lacking components are Granulatæ (G^1, G^2), which are generally unstable, and the longitudinal stripes ($V.\ I.$), which are seldom well developed in the presence of strong and numerous transverse components. Thus the *sardanapalus* pattern formula may be practically regarded as a very complete one. This fact is very singular, as one of the most usual ways of the specialisation of wing-pattern is the elimination of the great majority of the components. A typical example of such oligonome pattern represents the forewing of *Prepona chalciope* (fig. 18), the pattern formula of which consists only of 6 components: $E^3.\ U.\ M^1.\ M^2.\ D^1.\ D^2$, the other 14 being absent. If reminding the highest representatives of the other groups the hindwing formulæ of *Junonia almana* and *Perisama eminens* dealt with

VOL. 11 1930

in my previous papers (1926 a, p. 497 and 1930, fig. 6) are respectively $E^2 . E^3 . OC$ (5. 6) U and $E^3 . M^1$, thus 15 components being absent in the former and 18 in the latter. Thus the *sardanapalus* type of pattern being undoubtedly one of the highest in Rhopalocera follows its own way of development, which is just as opposite to those of its rivals in the other groups.

The next phenomenon to be noted here is that all the components are very strong in the *sardanapalus* pattern with the exception of the first Externa and Basalis. Therefore the interspaces between the components have become narrow and the amount of dark pigment has increased much compared with *salvini* (fig. 66) or with every *Prepona*. The strength of components is undoubtedly connected most closely with the above described completeness of the *sardanapalus* formula or perhaps may be considered as the cause of it. The oligonome formulæ are resulted from the elimination of components, the latter being due to their gradual rudimentation. Because the great majority of *sardanapalus* components are not inclined to rudimentation at all it is natural that all of them persist and a very polynome formula is the result.

The third phenomenon typical of *sardanapalus* pattern is the character of the above described dislocations and coalescences. The two indicated processes are very frequent in the evolution of the wing-pattern and there is a number of them which perpetuate with a great constancy in many patterns fairly remote from one another. Meanwhile in *Agrias* the pattern components dislocate and coalesce in their own extremely singular manner. As far as my experience goes the formation of a pair of concentric curved components $M^1 7 + M^2 7$ and $M^1 8 + M^2 8d$ is unparalleled. Similarly I have nothing at my disposal to be compared with the replacing of U by M^1 and of M^1 by M^2 taking place in the 1st cell of *sardanapalus*. The process represents so to say an inverted pierellisation. One of the most common forms of the latter process consists of the basipetal dislocation of the posterior parts of the Mediæ, while the anterior portions of them are stationary (cf. my paper of 1928 a, p. 515). Just the opposite combination exhibits *Agrias*. The dislocating components are the same, i.e. the postdiscal portions of M^1 and M^2. But the direction of their movement is opposite, i.e. basifugal. The participation of the Umbra in the process also represents a distinction from the pierellisation in the latter, M^1 and M^2 being the only dislocating components. On the other hand an undeniable resemblance of the two processes lies in the fact of the appearance of complex stripes in both of them.

Finally the fourth phenomenon which also seems typical of the *Agrias* pattern components is the inclination of their many cell-portions to change the direction becoming either oblique or longitudinal instead of transverse. This tendency is pronounced at its best in $M^2 8d$ and $M^2 7$ parts of $M^1 8 + M^2 8d$ and $M^1 7 + M^2 7$ (fig. 69). It is less pronounced but very

strong yet in $M^2$1 and $M^1$1 (fig. 70). Perhaps the tiny rudiment of U^1 in fig. 70 underlies the same rule as its direction is undoubtedly oblique and parallel with $M^1$1. Also $M^2$4 and *B* become almost exactly longitudinal (fig. 68). A few case of transverse components becoming longitudinal are recorded in my previous publications. This is the case e.g. of $M^2$1 on the hindwing of *Cærois* (1928 a, fig. 12) and of the postdiscal portions of M^1 and M^2 in *Callicore* and *Catagramma* (1930, figs. 35, 61). In all of them, however, the posterior end of a turning round component becomes distal. Quite the opposite is observed in the *sardanapalus* pattern. In the components of the latter just dealt with, with the exception of $M^2$4, the ends which eventually become distal are anterior ones, thus the direction of their rotation being inverse to that observed in the three last named genera. Perhaps some likeness to the *Agrias* condition exists in $M^1$1*a* of *Rhaphicera dumicola* (1928 b, fig. 5), of which the hind and fore ends become proximal and distal respectively. But in *Rhaphicera* this is dependent upon the basifugal dislocation of $M^1$1, which component pulls so to say the anterior end of $M^1$1*a*, while in *Agrias* none of the components in question shows any considerable dependence in its rotation upon the other components.

The foregoing consideration shows that the *sardanapalus* type of the *Agrias* pattern exhibits a number of very strong modifications, which are unparallelled or almost so in other groups of Nymphalids and even in its nearest relative *Prepona*. If borning in mind that the last named genus and *Agrias* exhibit the remarkable inverted positions of the eye-spots and the third Externa it becomes clear that *Agrias* really represents one of the highest derivatives from the Nymphaloid prototype, and I am sure that among the great bulk of Rhopalocera there are very few if any patterns which could rival it both concerning its peculiar general appearance and the variety and grotesk character of the modifications of the prototypical components. The process of evolution does not stop, however, at the point reached in the *sardanapalus* pattern as it will be shown in the next paragraph.

§ 2. AMYDON TYPE OF PATTERN.

In the present paragraph several patterns will be dealt with belonging to what may be called the *amydon* type of pattern according to the specific name of *Agrias amydon*.

A. The third Externa and the Umbra.

Let us return to the *sardanapalus* derivation and consider some facts not mentioned yet in the above. The following process is plainly visible in

VOL. 11 1930

the *salvini-sardanapalus* series (fig. 66—70). In fig. 66 the interspace between E^3 and U is rather wide. It has become narrower in fig. 67, a further narrowing is observed in fig. 68 and finally in fig. 70 the interspace in question is about twice as narrow as in fig. 66. *Agrias claudia sahlkei* (fig. 75), which differs but slightly from the patterns of the *sardanapalus* series, exhibits an extreme narrowing of the interspace between E^3 and U. In the 2nd and 3rd cells it is fairly wide yet, but in the more anterior cells the stripes which border it are most closely approximated to each other and evidently begin to coalesce. In the 6th cell the stripes have partly coalesced already, no interspace between them being conspicuous in the middle area of the cell.

I consider the interesting specimen of *Agrias phalcidion connectens* (fig. 76) to be the next stage of the process. Its E^3 and U have almost totally fused and thus formed a complex stripe designated $E^3 + U$. But in the 4th cell a few light scales are scattered along the middle line of the stripe exactly where the traces of the interspace in question must be. This accumulation of light scales being very tiny is not an occasional, however, since on the other wing of this specimen it exists as well. Therefore I consider these scales to be the only vestige of the interspace between E^3 and U, which is so wide in the typical *sardanapalus* patterns and is sufficiently pronounced yet in *sahlkei* (fig. 75). All the other representatives of the *amydon* type (figs. 77—81) show no indicated vestiges and the integral parts of the complex stripe $E^3 + U$ are totally coalesced in all of them.

This is the main distinction of the *amydon* type from that of *sardanapalus*. There are some other ones to be described below, but now this principal character should be discussed. A mere comparison of an *amydon* pattern, e.g. that represented in fig. 77 with *sardanapalus* or still better with *œdon* (fig. 67), leads to the following result. The eye-spots and the first Discalia are evidently homologous in both patterns. But in the latter there are three stripes between the indicated components, viz. E^3, U and M^1, while in the former only two are present. Which of the three of the *œdon* stripes has vanished to produce only two of *amydon*? The above description shows, I believe, that probably E^3 and U have fused together. But the comparison of fig. 77 with fig. 67 suggests the idea that perhaps another way is possible, namely that of a gradual elimination of U without any dislocation or fusion of it with the other components, which is in accordance with the fact of a somewhat rudimentary condition of the Umbra in *œdon* (fig. 67). On the other hand the case of $U1$ in *sardanapalus* should be remembered (fig. 70), when the said component coalesces with the third Externa but becomes so vestigial that the result of the coalescence can be hardly called a complex component as by the latter term the cases are meant when all the fusing parts are of more or less considerable size. It might be supposed, therefore,

that the stripe in question in the *amydon* pattern is not a complex one but represents a pure E^3. Because, however, there are no data at my disposal favouring this hypothesis, while on the other hand that of fusion is sufficiently evidenced by the *sahlkei* and *connectens* patterns, the most plausible way is, I believe, to designate $E^3 + U$ the component under consideration until any new facts are obtained.

B. Mediæ in the 8th cell.

Let us now pass on to the other characters of the *amydon* type, some of them being very interesting, and begin with the behaviour of the Mediæ in the 8th cell.

In the *ædon* pattern (fig. 67) some approximation of $M^1 8$ to the level of $M^2 7$ is noticeable. In *sahlkei* (fig. 75) owing to the minute alterations of the shape which do not deserve description being quite evident in the drawings, $M^1 8$ has joined with $M^2 7$ and thus the two indicated cell-portions together with $D^2 a$ form a rather long stripe of a very complicate composition.

A further development of the modification shows the *amydon* specimen represented in fig. 77. Its $M^1 8$ and $M^2 7$ are not in such a close contact as in fig. 75 but are both together displaced basipetally, so that $M^1 8$ is almost in contact with $M^2 8d$ and an undoubted inclination to coalesce with each other is existing in the two last named cell-portions.

The said coalescence takes place in the *connectens* form already referred to (fig. 76), in which the hind ends of $M^1 8$ and $M^2 8d$ are really fused together while the fore ends of them are widely diverging. Because the hind ends are moreover in contact with $M^2 7$ the whole of the three components becomes shaped bifurcate. In figs. 79 and 80 the strong marking $M^1 8 + M^2 8d$ occupies the place of $M^1 8$ and $M^2 8d$ of fig. 77 and reproduces fairly exactly their form supposing them to be totally coalesced.

C. The second Discalis.

We have seen that in all *Prepona* and *Agrias* the second Discalis of the hindwing is divided into anterior and posterior parts. In the *amydon* pattern they behave in a very singular way. The anterior part ($D^2 a$) shows in some *sardanapalus* patterns a strong inclination to coalesce with the discal portion of the second Media ($M^2 4$). This is plainly visible in figs. 73 and 74. A similar condition shows *amydon muzoensis* (fig. 80), while another *amydon* specimen (fig. 77) is especially characteristic with its minute $D^2 a$.

In *Agrias phalcidion* (fig. 78) more than a half of D^2a has merged into the broad $M^2 4$ and it is natural to designate $M^2 4 + D^2 a$ the component resulted in. The distal border of $D^2 a$ stands out prominently, however, owing to

its definite bow-shaped outline differing from the somewhat distorted $M^2 4$. Nearly the same condition shows fig. 76.

In *Agrias zenodon* (fig. 79) the process reaches its climax, $D^2 a$ being totally merged into $M^2 4$ and practically invisible. In spite of the latter fact it is doubtless that $D^2 a$ is actually present in *zenodon* and that the lettering $M^2 4 + D^2 a$ is quite correct.

An interesting supplement to the above derivation represents *Agrias excelsior* (fig. 81). Its $M^2 4$ like the majority of components which are situated in the basal area of the wing, has become yellow. But $D^2 a$ remains black and therefore stands out prominently. Because the position of both components is just the same as e.g. in fig. 78 the state of the things in *excelsior* serves a strong support of the foregoing analysis.

Not less peculiar is the behaviour of the posterior half of the second Discalis ($D^2 p$). In the *salvini-sardanapalis* series it is fairly distant from the first Discalis. In *amydon* (fig. 77) the anterior end of $D^2 p$ has approached to D^1. In *zenodon* (fig. 79) the two have coalesced and therefore are lettered $D^1 + D^2 p$. In *phalcidion* (figs. 76, 78) the fusion is broader, while in *muzoensis* (fig. 80) owing to $D^2 p$ shaped elongate the total of $D^1 + D^2 p$ is of a singular bifurcate form.

Agrias excelsior (fig. 81) elucidates the described coalescence as well. Its D^1 and $D^2 p$ have retained black in their centers, only being yellow on the periphery. The yellow peripheric parts of the two components are in contact while the black central ones are not.

D. Other components and discussion.

As to the other components of the *amydon* pattern the following modifications call for the attention in them.

The first Externa (E^1) which is existing in *sardanapalus* (fig. 70) occurs also in certain *amydon* patterns (fig. 80).

The second Externa (E^2) has considerably broadened and on the whole it may be situated more proximally than in the *sardanapalus* type (cf. fig. 76 with fig. 75) with the exception of its very posterior end, which has become nearly terminal in figs. 79 and 80.

The eye-spots have also dislocated a little in the basipetal direction, which becomes plain if comparing their distances from the termen in the *amydon* type (especially figs. 76, 77) with those in fig. 75. The size of the eye-spots increases in the *amydon* pattern, but while the longitudinal direction is preponderant in their increase in *sardanapalus* the transverse one is more pronounced in *amydon*. The latter tendency results in a fusion of the eye-spots with each other. In the majority of the specimens figured in the plate the eye-spots are still separate, though some of them are almost in contact with

each other in figs. 76 and 78. In *muzoensis* (fig. 80) the three anterior eye-spots have fused and finally in *zenodon* (fig. 79) all of them have done so. The ocellar series of the latter represents a very heavy black band, in which the outlines of the constituent components are hard to discern except for a few of them. But the enormous white blue bordered pupils make the homology sufficiently conclusive.

The complex $E^3 + U$ stripe has been already described. Its considerable breadth should be mentioned and the peculiar form of the interspace between it and *OC* in fig. 79 gives the impression that the latter "press" upon $E^3 + U$ when moving basipetally. The phenomenon of pression of one component upon another is dealt with in one of my previous papers (1929 b, p. 42). To the shape of the component we will return few lines below.

VOL. 11 1930

The first Media (M^1) except for its $M^1 8$ portion already referred to represents a more or less continuous and very strong stripe. It has been pointed out that in *sardanapalus* the 2nd cell-portion of M^1 tends to adhere the discal cell (cf. figs. 69, 72). In the *amydon* type this tendency is still more pronounced. In the majority of its representatives there is no interspace at all between the 2nd M^1 cell-portion and the median vein bordering the discal cell posteriorly. This is particularly clear in figs. 78 and 80. But besides this the anterior part of M^1, viz. its portions lying in the 5th and 6th cells, also approximate to the discal vein which is plainly visible in fig. 77; the essence of the thing is the same in figs. 79 and 80 in spite of their M^1 being much broader. Meanwhile the 4th M^1 cell-portion dislocates just in the opposite direction, i.e. basifugally. This is conspicuous in the *phalcidion* forms (figs. 76, 78) already. In *amydon* (figs. 77, 80) the process advances and in *zenodon* (fig. 79) the maximum is reached. The indicated modifications result in an inwardly curved course of the anterior half of M^1, while the whole of the component acquires a peculiar tongue-like shape, the end of the "tongue" being placed exactly on the bent of the 4th vein. Compared with the *sardanapalus* pattern (figs. 69, 70) the difference is very marked, as in the latter the general shape of M^1 is more or less elliptical, while in the 5th and 6th cells the stripe follows a rectilinear course. The place where the end of the above mentioned M^1 "tongue" lies in *zenodon* (fig. 79) is occupied by *U* in fig. 69. Returning now to $E^3 + U$ the fact should be emphasized that the indicated component is nearly parallel with M^1 in all the *amydon* patterns and therefore is bent inwards in the anterior cells (figs. 77, 79) and forms a projection on the 4th vein (fig. 80) reproducing rather closely that of M^1.

The next component to be considered is the M^1 portion in the 1st cell. It reproduces in the *amydon* type rather exactly the evolution described in the *salvini-sardanapalus* series. The position of $M^1 1$ in fig. 77 resembles that

in fig. 66, though the shape of the component is different. Then it moves basifugally. In fig. 79 its distal end reaches the level of the proximal margin of $E^3 + U$; in fig. 78 the said end is placed on the level with the distal margin of $E^3 + U$, thus having acquired the same position as in the highest *sardanapalus* patterns (cf. fig. 69). *Agrias excelsior* (fig. 81) supports again the homology. The posterior end of M^1 in the 2nd cell of *excelsior* is bent distally and runs towards $M^1 1$ gradually approaching to the vein which lies between them and thus the connection of the two portions of the stripe still exists, which has totally vanished from the patterns of the five preceding specimens. This derivation of $M^1 1$ of the *amydon* type from that of *sardanapalus* shows that in the latter the component is obliquely, while in the former it is purely longitudinal. The position of the distal end of the component is thus quite clear. This is not so with regard to its proximal end. It seems most likely that the long black stripe designated $M^1 1 + M^2 1$ in figs. 78—80 really represents a complex component, the proximal end of which is built of the 1st cell-portion of the second Media ($M^2 1$). There is no positive evidence at my disposal of the existence of the last named component in the *amydon* pattern. But on the one hand it seems reasonable to suppose that $M^2 1$ present in the *sardanapalus* pattern (figs. 68—75) is also existing in the *amydon* type, and if so there is no other place where it might be most likely situated in the latter as proximally from $M^1 1$. On the other hand supposing $M^2 1$ to be eliminated an extraordinary length should be ascribed to $M^1 1$ in the *amydon* type, viz. from the level of $E^3 + U$ up to the hind end of the discal portion of the second Media ($M^2 4$), which hypothesis does not seem plausible. Hence I think that in the *amydon* type the proximal end of $M^1 1$ and respectively the distal end of $M^2 1$ lie somewhere near the basis of the 2nd vein, where they are closely fused together. Meanwhile the proximal end of $M^2 1$ is fused with $M^2 4$, which condition is approximated in some *sardanapalus* patterns too (fig. 69). Because no undoubted independent $M^2 1$ has been recorded in the *amydon* forms, new facts are desirable to elucidate this problem. But until they are obtained the above explanation may be accepted, I believe.

Finally it should be emphasized that $M^2 8p$ at the wing margin (figs. 79, 80) does not differ from that of *sardanapalus* (fig. 70) and that strong veinous stripes (V) running along the hindmost nervures represent a distinctive character of the *amydon* type as they are absent in *sardanapalus*.

Let us discuss now the above data. The *amydon* pattern differs from that of *sardanapalus* in a number of characters. In the first place complex components appear besides of those which are present in *sardanapalus*. They are $E^5 + U$, the OC ribbon of *zenodon* (fig. 79), $D^1 + D^2 po$ and the very

singular component which has not been sufficiently discussed in the foregoing. I mean the heavy concave stripe crossing the proximal area of the wing and which according to the above analysis is constituted by the following cell-portions (cf. fig. 79): 1) the coalesced portions of both Mediæ in the 8th cell ($M^1 8 + M^2 8d$), 2) the portion of the first Media in the 7th cell ($M^1 7$), 3) the second Media portion coalesced with the anterior half of the second Discalis ($M^2 4 + D^2 a$) and 4) the portion of the second Media in the 1st cell ($M^2 1$) coalesced with that of the first Media ($M^1 1$). The formula of this component is the following:

$$(M^1 1 + M^2 1) + (M^2 4 + D^2 a) + M^2 7 + (M^1 8 + M^2 8d)$$

i.e. the component crosses four cells (the 1st, the discal, the 7th and the 8th ones) but is built of seven markings, which behave as independent components in other patterns. This is the most complicate complex stripe, which I have met in my practice. It is remarkable, however, that in spite of this in the highest forms like *zenodon* (fig. 79) the component looks quite continuous and shows nothing in its shape which would suggest the idea about its so compound nature.

Thus with regard to the just enumerated complex components the *amydon* type is more advanced than *sardanapalus*. But it is not so concerning some other complex stripes, as no inclination is observed in the former type to produce the bow-shaped $M^1 7 + M^2 7$, which is so characteristic in the latter.

The coloration of the pattern components is more various in *sardanapalus* than in *amydon*. In the former the Externæ and the Umbra are brownish black, while the remaining components are purely black with the exception of the distal rim in M^1, which is yellowish brown (figs. 69, 70). In the latter all the components are purely black as a rule. The brown coloration of the pattern in the *amydon* specimen represented in fig. 77 is dependent upon its general degeneration and thus does not contradict to the indicated rule. The general proportion of black in *amydon* is somewhat greater than in *sardanapalus*, which is due to the indicated fact of some of the components becoming totally black, to the broadening of E^2 and to the appearance of Venosæ (V). Generally, however, both the sardanapalus and the *amydon* types belong to the few Nymphalid patterns, in which the nigrism reaches a very high degree, meaning by the latter term the increase of dark areas due only to the broadening of the pattern components but not to the darkening of the ground. The most nigristic *Agrias* like *zenodon* (fig. 79) remind another highly specialised South American genus *Catagramma*, though in the latter the nigrism reaches a higher degree than in *Agrias* (cf. figs. 83, 117, 126 in my paper of 1930).

VOL. 11 1930

§ 3. HEWITSONIUS TYPE OF PATTERN.

In the paragraphs 1 and 2 two types of the *Agrias* pattern are dealt with which may be regarded as highest products of the pattern evolution within the genus. In this paragraph certain patterns will be dealt with, which represent further derivatives from the *amydon* type. Their most salient peculiarity, however, is that no "positive" modifications are observed in them, i.e. there are no new dislocations, coalescences and so on, but the evolution is principally restricted to the gradual elimination of the components already formed in the *amydon* type.

The pattern to be examined first is that of *Agrias excelsior flavibasalis* (fig. 81), which has been described partly in the preceding paragraph. It represents an exact reproduction of the *phalcidion* patterns (fig. 78) in almost everything except the coloration of components. The correspondence of the *phalcidion* and *excelsior* patterns to each other with regard to the shape and position of the components is very close. All the distinctions between the two patterns are very minute. The only more or less important difference is the above described connection of $M^1 1$ which the remaining part of M^1, which is retained in *excelsior* and lost in *phalcidion*. But even this is not a great distinction and a further discussion of the interrelations of the two patterns is unnecessary.

As to the coloration of the *excelsior* pattern components it exhibits considerable deviation from *phalcidion*. In the latter all the components are intensely black. In *excelsior* this is so only in the peripheric and central areas of the wing, while in the basal one the components have grown ochre yellow: the Venosæ (V), the proximal half of the 8th cell-portion of the second Media ($M^2 8p$), almost the whole of the long concave stripe extending from the costa to the 1st eye-spot and consisting of the $M^1 8 + M^2 8d$, $M^2 7$, $M^2 4$, $D^2 a$, the latter being, however, black in the center, and finally $M^1 1$, which also shows a black patch at the distal end. Considerable yellow areas are present in the 2nd, 4th and 7th cell-portions of the first Media (M^1). But perhaps the most interesting are the cases of the first Discalis (D^1) and of the posterior half of the second one ($D^2 p$). In both of them only the peripheric zones are yellow, while the central areas remain black. This explains us the condition observed in the anterior half of the second Discalis ($D^2 a$), which is merged into $M^2 4$. On comparing it with $D^2 p$ it becomes evident that the round dark spot indicated by the line going from the letters $D^2 a$ does not represent yet the whole of the component. The latter consists of two parts: the just mentioned black central part and the yellow peripheric one, the latter being confluent with the surrounding yellow of $M^2 4$. But the distal part of the peripheric zone is visible owing to its not having merged into $M^2 4$. Its regularly circular outline stands out prominently.

An interesting supplement to the above represents the pattern of *Agrias fournieri* (fig. 82), in which the yellow coloration is restricted to $M^2 8p$, $M^1 8 + M^2 8d$ and the very anterior portion of M^1, while the rest of the pattern is black. It is obvious that the process which is fully developed in *excelsior* has scarcely begun in *fournieri*.

I have shown in one of my previous publications (1929 a, p. 593), that the appearance of yellow in dark brown or black components is the first step towards the elimination of the latter. This is undoubtedly the case in *Agrias* too, though there are no materials at my disposal which would show a further development of the process than it is exhibited in *Agrias excelsior*, in which no component has vanished yet.

The actual elimination of a considerable number of components is also observed in *Agrias*, the process, however, follows a different way than in the above described case.

VOL. 11 1930

Let us examine the pattern of *Agrias beata* (fig. 83). Its most important distinctive character is that the majority of components which represent stripes in the *amydon* type have dissolved into series of cellular spots each in *beata*. This is the case of E^2, $E^3 + U$ and M^1. The spots having originated from E^2 are markedly elongated in transverse direction, those evoluated from $E^3 + U$ are either somewhat irregular, or elongated obliquely (the 4th and 5th cells). The spots deriving from M^1 are shaped more similar to their maternal stripe (cf. M^1 in fig. 76) than those of the two series just referred to. The eye-spots, the Discalia and the more proximal components show almost no alterations to be mentioned here beyond the fact that $M^2 4$, which crosses in the *amydon* pattern the whole of the diameter of the discal cell is represented in *beata* by a small vestige in the posterior part of the cell. Besides this the general decrease in the size of components takes place which is particularly pronounced in E^2 and $E^3 + U$. Only $M^1 8 + M^2 8d$ and $M^2 8p$ seem not to undergo this.

Thus the wing-pattern of *Agrias beata* consists of several series of independent cellular spots and with regard to this it resembles greatly the patterns of some highest *Argynnis* like *A. paphia*, in which the resolving of the prototypical stripes into spots has been shown by KÜHN (1926).

Let us consider now the coloration of the ground in *beata*, which is of importance for the below analysis. The greater proportion of the interspaces between the pattern components are bluish gray of a very exquisite shade. The basal area of the wing, however, lying proximally from $M^1 8 + M^2 8d$, $M^2 7$, $D^2 a$, $M^2 4$ and $M^1 1 + M^2 1$ is red. The difference between the two colors is made sufficiently considerable even in the monochrome figure 83. A small patch of the same red is present moreover in the 8th cell between $M^1 8 + M^2 8d$ and the longitudinal stripe situated in that cell. The most im-

portant morphological result of the appearance of red is the following. It has been pointed out in the foregoing that $M^2 4$ is of somewhat rudimentary character. The point is, however, that this stripe and $D^2 a$ as well are so shaped as if their proximal parts are severed and the line of this supposed section is that of the distal boundary of the red area. Thus the latter seems to destroy at least some of the components which happen to be in contact with it. This impression is in a full accordance with the below described facts.

The general resemblance of the pattern of *Agrias michaeli* (fig. 84) with that of *beata* is so close that any wordy explanation is unnecessary. It should be only remarked that the components are markedly heavier in *michaeli* than in *beata*. The proximal area of the former, however, differs considerably from that of the latter. $M^1 8 + M^2 8d$, $M^2 8p$, $M^2 4$ and $M^1 1 + M^2 1$ are totally absent in *michaeli*. $M^2 7$ and the 2nd cell-portion of M^1 show a marked degeneration in it. Meanwhile all the enumerated components are sufficiently strong in *beata* (fig. 83) with the exception perhaps of $M^2 4$. The dependence of the indicated degeneration upon the change of the ground color is evident. The coloration of *michaeli* is somewhat deviating from that of *beata*, namely the distal half of the wing is greenish gray while the proximal one is ochre yellow. In spite of this distinction it is obvious that the yellow coloration of *michaeli* plays the same roll as the red one in *beata*, i.e. a component surrounded by yellow becomes most strongly inclined to degenerate and eventually disappears. Because in fig. 84 the proportion of the yellow area is considerably greater than that of the red one in fig. 83, the number of vanished components has increased accordingly.

Very interesting is *Agrias hewitsonius* (fig. 85). Its coloration does not differ from that of *michaeli* and the retained pattern components are still heavier than those of the last named species, so that the dissolution of the stripes into spots is scarcely beginning. The degeneration of the components, however, shows a further advance in *hewitsonius*. The M^1 portions are vanishing in the 4th, 5th, 6th and 7th cells and absent in the rest, while in the preceding figure the homologues of the four enumerated cell-portions are very heavy and considerable remnants of the stripe are still present in the 2nd and 3rd cells. The behaviour of Discalia is particularly interesting. D^1 has vanished from all the cells except the 6th one, where a very faint vestige[1] of it is still existing. Both halves of the second Discalis ($D^2 a$, $D^2 p$) are present but they have lost every trace of the black pigment being yellow of a little darker shade than the surrounding ground coloration. Thus they are evidently in a condition which corresponds to that existing in many components of the above described *Agrias excelsior* (fig. 81). The yellow area in *hewitsonius* is wider than in *michaeli*, viz. in fig. 84 it reaches $E^3 + U$ only in the 1st and 2nd cells and does not extend over M^1 in the five anterior

[1] Scarcely visible in the reproduced drawing.

ones, while in fig. 85 it adheres $E^3 + U$ in all the cells where the said component is present.

Finally another *hemitsonius* specimen (fig. 86) exhibits a maximum development of the process. The extent of yellow is essentially the same as in the preceding specimen, but no trace of any components can be discovered in the yellow area, thus the last vestiges of M^2 and Discalia having disappeared which are still visible in fig. 85 and $E^3 + U$ being the most proximal component at all. This sort of the elimination must be considered as a very far reaching as in the prototype a great number of the most important components are present proximally from the Umbra (cf. text-fig. 1, p. 295), which have all disappeared from the *hewitsonius* pattern.

The above evidence is sufficient to show that the wing-pattern of *Agrias hewitsonius* is greatly differing from the *amydon* type of pattern in spite of its being a derivative from the latter. It seems reasonable, therefore, to consider the just described morphological series as leading to a third type of the *Agrias* pattern, which may be called the *hewitsonius* type according to the name of the species in which its best representation has been recorded.

VOL. 11 1930

§ 4. DIAGRAMS OF THE ABOVE EVOLUTION AND EIMER'S DATA.

The above described evolution of the wing-pattern of *Agrias* hindwing and the interrelations of the three types resulted in are of a complicate sort, for which reason it is useful to recapitulate them in a diagrammatical form. This is done in six diagrams represented in the text-fig. 8. The diagram differ first from the real specimens in the fact that some of them are hypothetical forms. On the other hand different shades are used in them to represent different components, and thus the composition of the complex components is very readily seen. All the three Externæ, the eye-spots, the first Discalis and the Basalis, are black, the first Media is made in crossed lines, the second Media in vertical lines, the Venosæ in horizontal ones, the Umbra in thick dots and the second Discalis in sparse ones.

The diagram A represents a hypothetical form constructed principally on the basis of *Agrias*-like *Prepona* forms (figs. 64, 65) but differing from them in the presence of pronounced Externæ (E^1, E^2, E^3), complete second Mediæ ($M^2 1$, $M^2 4$, $M^2 7$, $M^2 8d$, $M^2 8p$), Basalis (B) and *Venosæ* (V), in a more prototypical course of the first Media (M^1, $M^1 1$), in a stripe-like Umbra (U), in a more proximal position of the eye-spots series (OC) and in absence of Circuli. It can be considered as a Proto-*Agrias* pattern and looks rather prototypical. It should be emphasized, however, that there are two most important deviations of this form from the prototype, viz. E^3 lying

proximally from the *OC* series and $M^2 4$ lying proximally from D^2, i.e. two pairs of components are in the status of positional inversion.

The next diagram B is also hypothetical and represents a combination of the general position of components similar to that of *Agrias œdon* (fig. 67) with the several transitionary characters dealt with in the *sardanapalus* derivation. Namely the position and shape of its $U1$ are taken from fig. 71, those of $M^1 1$ are similar to fig. 68, those of $M^2 1$ almost do not differ from fig. 71, $M^2 7$ reminds principally fig. 73, while $M^2 8d$ is made rather similar to fig. 72.

The diagram *C* represents a typical *sardanapalus* pattern with its numerous complex components readily seen owing to the different shades of their integral parts.

The diagram D is again hypothetical. It is based principally on *Agrias phalcidion* (fig. 78) concerning the general character of the pattern, but shows several distinctive features. Its E^3 and U are not fused yet like fig. 75. The position of $M^1 8$ is also similar to fig. 75, but $M^2 7$ is placed like fig. 78, the two components not being in contact yet. The shape of $M^1 1$ and its relation to the rest of M^1 are made similar to fig. 81, while $M^2 1$ is shaped like in diagram B. The contacts of $D^2 p$ and $D^2 a$ with D^1 and $M^2 4$ resp. are represented very slight.

The diagram E represents a highest form of the *amydon* pattern and differs but not substantially from fig. 79. The morphological composition of its complex stripes is ready to see.

Finally the diagram F is that of the *hewitsonius* type with its absence of any components in the basal and middle areas of the wing and with E^2 and $E^3 + U$ dissolved into spots.

Text-fig. 8. Six diagrams of the evolution of the wing-pattern on the hindwing of *Agrias*.

A. Hypothetical Proto-*Agrias* pattern differing from the prototype (text-fig. 1, p. 295) in its third Externa (E^3) and discal portion of the second Media ($M^2 4$) situated proximally to the eye-spots (*OC*) and the second Discalis ($D^2 a$, $D^2 p$) respectively (positional inversion of components).

B. Hypothetical transitionary pattern. $U1$ and $M^1 1$ have dislocated basifugally, the hind end of $M^2 1$ has turned basipetally, $M^2 7$ and $M^2 8d$ have elongated and become nearly longitudinal, M^1 in the 2nd cell has approached to the median vein.

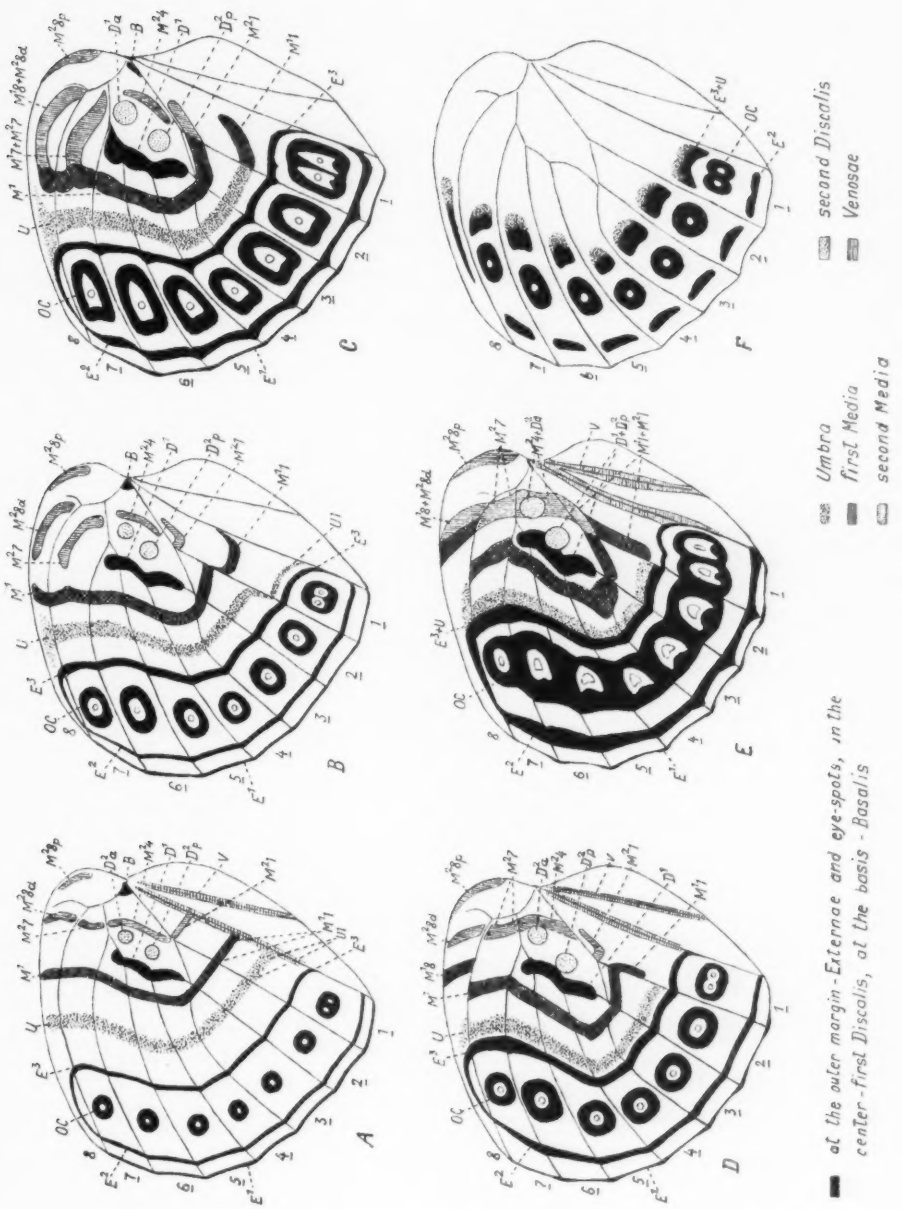
C. *Sardanapalus* type of pattern. $U1$ has vanished, $M^1 1$ has joined with U, $M^2 1$ has fused with M^1, $M^2 7$ and $M^2 8d$ have fused with their respective portions of M^1 and thus have formed $M^1 7 + M^2 7$ and $M^1 8 + M^2 8d$. The M^1 portion in the 2nd cell adheres closely the median vein.

D. Hypothetical transitionary form. U has approached to E^3, the hind end of $M^1 1$ has turned basifugally, $M^2 1$ is like diagram B, $D^2 p$ and $D^2 a$ are in contact with D^1 and $M^2 4$ resp., $M^1 8$ has dislocated basipetally (compared with diagram A).

E. *Amydon* type of pattern. U has fused with E^3, thus informing $E^3 + U$, all *OC* have fused together, the complex components $M^1 1 + M^2 1$, $D^1 + D^2 p$, $M^2 4 + D^2 a$ and $M^1 8 + M^2 8d$ have formed owing to the respective coalescences.

F. *Hewitsonius* type of pattern. All the components have vanished except *OC*, E^2 and $E^3 + U$. The two last named ones have dissolved into spots.

Lettering: simple indexes see text-fig. 1, p. 295, those comprising the numbers of the cells see Explanation of figures, p. 411.


A
B
C
D
E
F
Umbra
first Media
second Media
second Discalis
Venosae
at the outer margin - External and eye-spots, in the center - first Discalis, at the basis - Basalis

VOL. 11 1930

EIMER in the "Orthogenesis" (1897, pp. 187, 188) has paid attention to the hindwing pattern of *Agrias'* underside. He notes the fact of the presence of several concentric rings in it, which he supposes to be dependent upon the circular form of the hindwing itself. To discuss this very complicate problem is out of the scope of the present paper, and of course it cannot be solved on the basis of a few remarks given by EIMER. On the other hand EIMER gives a very brief analysis of *Agrias amydonius*, which species is a good representative of the *amydon* type, particularly close to fig. 79. On comparing his homologisation of *amydonius* with those of the other genera dealt with in the "Orthogenesis" it becomes evident that EIMER considers the Umbro-Medial complex stripe as homologue of the first Media ("IV. Binde" in his nomenclature), the complex stripe consisting of fragments of the first and second Mediæ and of the second Discalis he admittedly compares with the proximal half of the second Discalis ("IX. Binde"), the anterior of the two present Venosæ he derives from the Basalis ("X. Binde") and several other comparisons are given not less diverging with my own analysis than the enumerated ones. It should be noted, however, that he recognised the nature of the eye-spots.

Because EIMER gives no data supporting his statements, I do not regard the latter to be disproving the homologisation accepted in the present paper. The inadequacy of his results is quite natural as he neglected the method of carefully reconstructed morphological series, which is at present the only sure means to establish pattern homologies, especially in such difficult cases as *Agrias* is. It should be added, that perhaps EIMER's homologisation of *Agrias amydonius* is just of a sort which seems the most natural when one is unaware of the real state of the things in this highly specialised genus. He remarks besides that in *Agrias sardanapalus* (cf. fig. 70) the eye-spots and the stripes III and IV, which correspond to the Umbra and the first Media of the prototype, are in a more generalised condition than in *amydonius*. His homologisation of those stripes is incorrect — they are not U and M^1 but E^3 and U, i.e. they correspond to the stripes II and II'I of his nomenclature. Nevertheless this observation shows that he was evidently aware of the important fact that in the *amydon* pattern two stripes proximal to the eye-spots series are fused, which are separate in *sardanapalus*. Finally the correct statement of EIMER is worth of remembering that in *Agrias narcissus* some proximal stripes dissolve into spots, which process advances in the basifugal direction in *Agrias beata* (fig. 83).

CHAPTER VII. FOREWING PATTERN IN AGRIAS.

In the present chapter the morphology of the wing-pattern on the forewing of *Agrias* will be dealt with. It should be said beforehand that the

below analysis of the forewing of *Agrias* is somewhat fragmentary compared with that of its hindwing and some parts of this pattern will be left without a proper homologisation. The reason of this is that in *Agrias* like in a number of other exotic Nymphalidæ the connection between the upper and under surfaces is closer on the forewing than on the hindwing, and it is singular enough that in such cases some underside components seem to be easier derived from those of the upperside than vice versa. Because the uppersides of some highest exotic genera numbering *Agrias* among them show a special type of pattern, the origin of the latter from the prototype not being yet sufficiently elucidated, it becomes clear that the analysis of the corresponding undersides of the forewings cannot be done before having thoroughly investigated the uppersides of a number of exotic Nymphalidæ which is out of scope of the present paper. On the basis of this same reason I was compelled to restrict myself in my paper on the *Catagramma* group of genera to the description of the undersides of the hindwings postponing the three remaining surfaces until the general analysis of the typically exotic uppersides is done (1930, p. 109).

VOL. 11 1930

We begin with the description of the forewings of the two *Prepona* species, of which the hindwings have served us already to derive *Agrias* from *Prepona*, viz. *Prepona buckleyana* (fig. 89) and *Prepona præneste* (fig. 90). The first of them is so prototypical that its description may be very brief. There are the very well developed third Externa (E^3), the Umbra (U), both Mediæ (M^1, $M^2$1, $M^2$4) and two Discalia (D^1, D^2). The vestiges of the External circles are present in the 2nd and 3rd cells (E^3c2, E^3c3) and the dark area in the 1st cell reminds many other *Prepona*.

Prepona præneste (fig. 90) looks very similar to the preceding species, but certain divergencies between the two are worth remembering. One of them is the double coalescence of the first Media with the third Externa which takes place near the 4th vein and results in a sort of a rather broad neck connecting the two stripes. No transitions are represented in the plate between figs. 89 and 90, but really they do exist and I have met them e.g. in the collection of the British Museum. Their drawings are not given only because I consider sufficiently clear the interrelations referred to. Another distinction of *præneste* from *buckleyana* is the interruption of the second Media. In fig. 89 $M^2$4 and $M^2$1 form practically a single stripe as in the prototype, the first of them showing a marked bent in its posterior part. In fig. 90 no said bent is existing, the whole of $M^2$4 being rectilinear and approached to D^1, and there is a considerable distance between the posterior end of $M^2$4 and the anterior end of $M^2$2. The condition referred to does not represent anything exceptional as the majority of *Prepona* show the same modification in M^2.

Let us now examine the forewing of *Agrias salvini* (fig. 91), which like the hindwing of the same specimen (fig. 66) represents one of the most generalised wings in the genus. Its comparison with *Prepona præneste* is rather easy. The position of the brown stripe E^3 crossing the anterior cells obliquely in fig. 91 obviously corresponds with that of the anterior portions of the third Externa of *præneste* (fig. 90), the former being only a little more oblique, and the homology of the two can be hardly doubted. No well developed posterior part of E^3 is present in *salvini*, its place being occupied by the wide shade-like component to be discussed in the below. But in *Agrias narcissus* (fig. 87) the third Externa is present in all the cells and its anterior portion is of a less oblique direction than that of *salvini*. It is very interesting, however, that in the anterior cells E^3 is black while in the posterior half of the 4th cell and back the stripe is red. It has been pointed out already, that the red coloration of components marks their beginning degeneration, for which reason the disappearance of E^3 from the middle and posterior cells of *salvini* is not unexpected. To complete the description of the third Externa another *narcissus* specimen (fig. 88) should be examined. The anterior portions of its E^3 are black like the preceding specimen. They are followed by the red component of a very complicated form designated E^3c3 and E^3c2. A comparison with *Prepona* shows, however, that in *narcissus* the same process takes place which has been described in the chapter III (p. 323), and it is plain that E^3c2 of *Agrias narcissus* corresponds in all its essentials with E^3c2 of *Prepona demodice* (fig. 42) except for the fact that the indicated component in the latter species exhibits a slight constriction near the base, which is not the case in the former. But e.g. E^3c4 of *Prepona werneri* (fig. 24) is also not constricted at all like E^3c2 of *Agrias narcissus*. The shape of E^3c3 in fig. 88 shows some deviations from the common type of the External circuli partly due to the coalescence with M^1, but the general correspondence of the processes in the two genera is out of question. In the 1st cell of *narcissus* the beginning of the dislocation is also noticeable. Granting this the fact should be emphasized that in the first *narcissus* specimen (fig. 87 the red part of E^3 is following the line which is occupied by the distal ends of E^3c2 and E^3c3 in the second specimen (fig. 88). Consequently E^3 of the former is undislocated and thus together with E^3 of *Prepona gnorima* (fig. 33) should be numbered among the very few cases of the prototypical position of the third Externa in the two genera under consideration. I think that the described similarity of the modifications of the third Externa in *Prepona* and *Agrias* make particularly conclusive the homologisation of the component in the latter genus.

The next component to be considered is the first Media (M^1). In *salvini* (fig. 91) it consists of the anterior part (M^1), which is dark brown and parallel to E^3, and of the two posterior cell-portions M^13 and M^12, which

are red and strongly dislocated. In *Agrias lugens* (fig. 93) still another red portion ($M^1 1$) is present. Because the positions of the three indicated cell-portions are resembling greatly their homologues in *Prepona præneste* (fig. 90) and other *Prepona* (cf. e.g. fig. 43) and moreover in *Agrias œdon* (fig. 92) $M^1 3$ represents an obvious continuation of the dark anterior M^1 part no doubts remains concerning the homology of the first Media of *Agrias*.

The first Discalis (D^1) in *salvini* (fig. 91) is red except for its pivotal dark brown area. In *lugens* (fig. 93) and *sardanapalus* (fig. 94) the red D^1 has markedly broadened.

Interesting is the second Media. Its discal portion ($M^2 4$) in *narcissus* (fig. 87) is black and bent basipetally along the median vein, thus showing a connection with the 2nd cell-portion, and its distance from the discal vein is considerable. In *salvini* (fig. 91) the component is red and very closely approximated to D^1, while every trace of the connection with $M^2 2$ is lost, the two being very distant. In *œdon* (fig. 92) $M^2 4$ has coalesced with D^1, the posterior ends of the two components are yet separate and the complex component $D^1 + M^2 4$ is shaped bifurcate. In the next two specimens no traces of $M^2 4$ are discovered. This process corresponds exactly with the pierellisation of M^2, the fusion of its discal portion with D^1 and the subsequent disappearance of the latter portion already described in *Prepona* (p. 344). The two postdiscal portions of the second Media ($M^2 2$, $M^2 1$) are well represented in their red modification in *Agrias lugens* (fig. 93). In *sardanapalus* (fig. 94) $M^2 2$ has almost fused with $M^1 2$ and thus $M^1 2 + M^2 2$ has arisen, which is strongly inclined to become ring-shaped and thus reminds very closely the ring formed from the same stripes in the 8th cell of *Prepona lycomedes* ($M^1 8 + M^2 8d$ in fig. 28).

Finally the second Discalis of the *Agrias* forewing consists like that of *Prepona* of a couple of round markings, which are totally black in *narcissus* (fig. 87), become red at the periphery in *œdon* (fig. 92), the red zone increases in *lugens* (fig. 93) and finally the black central nucleus becomes nearly vanishing in *sardanapalus* and *salvini* (figs. 94, 91). The process of the change of coloration in the second Discalis, which begins from the periphery of the component, is closely corresponding with that described in D^2 on the hindwing of *Agrias excelsior* (p. 380) in spite of the difference in color — red on the forewing and yellow on the hind one.

The above data show that a number of pattern components on the *Agrias* forewing are greatly resembling the corresponding components in *Prepona* in both their general character and modifications. Hence their homologisations are undoubted. Some of the most important components of the prototype as E^3, M^1, M^2, D^1 and D^2 are numbered among them. The emphasis should be laid upon the fact that in *Agrias* no trace of the eye-spots has been discovered on the forewing, which is again in correspondence with *Prepona*.

VOL. 11 1930

Let us now pass on to a few further modifications of the above components. The interspace between E^3 and M^1 is fairly wide in *Agrias œdon* (fig. 92), which is undoubtedly a prototypical status. In *salvini* (fig. 91) it is somewhat narrowed. A still more marked narrowing takes place in *lugens* (fig. 93) and a very close approximation of E^3 and M^1 is observed in *sardanapalus* (fig. 94), in which specimen the interspace between the said stripes is narrower than every of the latter. On the other hand the interspace under consideration may be even wider than in *œdon*, but in such cases (fig. 95, 97) firstly some longitudinal stripes make their appearance in it which are located interveinous and most likely correspond with the Intervenosæ (*I*) of the prototype, secondly E^3 and M^1 become rudimentary (figs. 95, 97, 98).

The first Discalis (D^1) becomes very faint in *amydon* (fig. 95) and may be said absent in *zenodon* (fig. 96). The same is probably the case in the two next forewings belonging to *hewitsonius* and *phalcidion* (figs. 97, 98). The second Discalis (D^2) also undergoes a marked degeneration (figs. 95, 96) and cannot be discovered in the *phalcidion* specimen represented in fig. 98.

In the last named specimen the proportion of dark on the wing is very great, which is evidently due to the strong melanisation. The latter process starts from the basi-dorsal area of the wing (fig. 95) and gradually advances towards the termen and apex (figs. 96, 97). It should be noted, however, that the melanisation is of a somewhat unusual sort being evidently connected with the Intervenosæ (fig. 97).

The above mentioned shade-like component lying backwards to E^3 in *salvini* (fig. 91) exhibits different forms: in *œdon* (fig. 92) it is comparatively narrow, on the contrary in *amydon* (fig. 95) it is very broad, but in both last named forms it does not show the dilution so typical of *salvini*. In *lugens* (fig. 93) it begins to fill up the interspace between E^3 and M^1, it is also strong in *zenodon* (fig. 96) and *sardanapalus* (fig. 94). One of its typical features is the oblique position. The component begins between E^3 and M^1 in the anterior cell and runs along the termen in the posterior ones. The component cannot be homologised at present as it belongs to those which are meant in the above given consideration of the significance of the upperside pattern (p. 387). Possibly the component corresponds to the Umbra, at least partly, possibly the third Externa takes part in its constitution. Also the nature of the dark apical field cannot be sufficiently elucidated, which is so pronounced in figs. 93, 94, 95, 96 and 98 and is separated by a white or creamy interspace from E^3 in all the enumerated figures. Some connection of this field with the second Externa is not unlikely, but the reasons favouring this view cannot be given here. I believe that a further study of the upperside patterns done on a sufficiently broad scale will elucidate the nature of the two just described components. But if leaving their investigation

to the future it cannot be denied that a very considerable part of the components existing on the forewing of *Agrias* do correspond to those of the prototype.

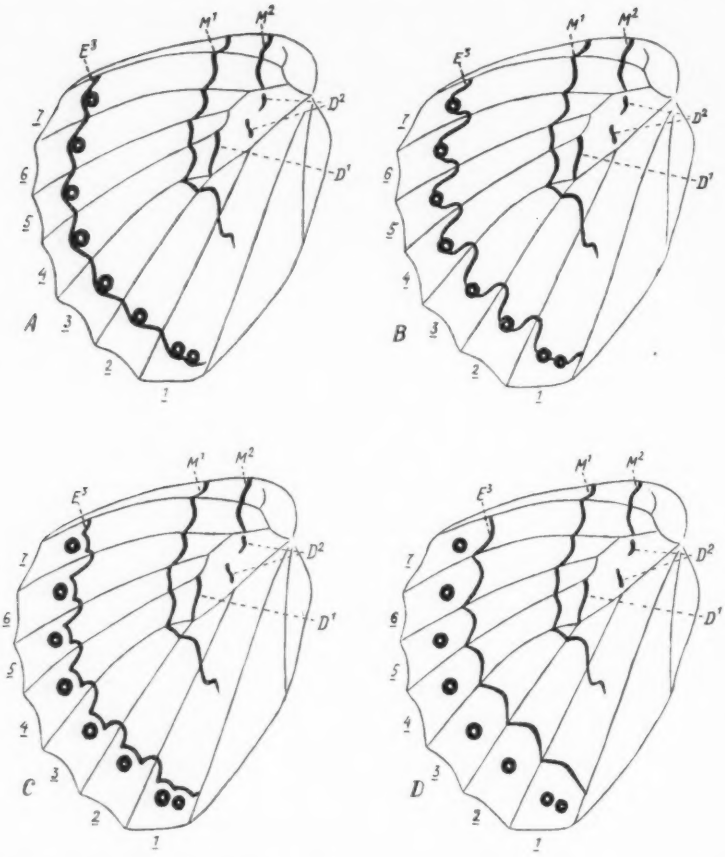
CHAPTER VIII. GENERAL DISCUSSION.

The above description shows, I believe, that the underside wing-patterns of *Prepona* and *Agrias* may be really considered as evolving from the Nymphaloid prototype. Few difficulties met like the morphologic composition of the stripe designated $M^1$1 on the hindwing of *Agrias amydon* and allied patterns, or the not positively established homology of the oblique shadow-like component on the forewings of the same genus do not influence much the above indicated general result of the present research. It has been pointed out in the Introduction that *Prepona* and *Agrias* compose one of the most salient branches of their family. Owing to the fact of their extremely specialised patterns being reduced under the prototype the value of the latter increases very considerably together with the probability that the prototype is a rather adequate representation of the ground plan of the wing-pattern in Nymphalids and allied families.

VOL. 11 1930

§ 1. POSITIONAL INVERSION OF PATTERN COMPONENTS.

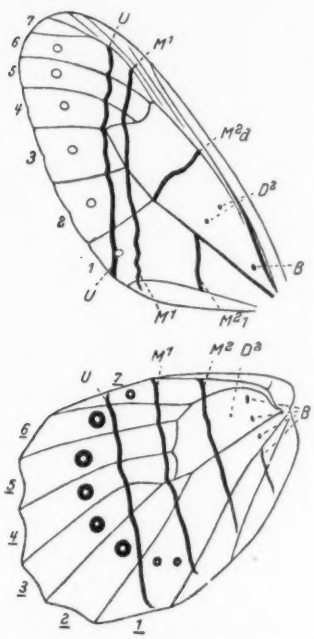
Besides this, however, the very modifications of the prototype deserve closest attention, which render it possible to number the patterns of *Prepona* and *Agrias* among the highest in Rhopalocera in general. The phenomenon of the positional inversion of components is undoubtedly the most remarkable of all. It should be emphasized now that the positional inversion though being by no means a common process is, however, not extremely rare. It has been recorded in several pairs of components and the cases observed may be classified perhaps under two main categories which may be called complete and incomplete positional inversion. By the former I mean that a couple of components acquire inverted positions on their total length, so that no part of those components retains a prototypical position. This is the case of the third Externa and the eye-spots in the *antimache* pattern of *Prepona* and in the *Agrias* patterns. Its diagrammatical representation is given in text-fig. 9 (p. 392). It must be noted here that even this utmost form of the inversion is rather wide-spread as it occurs besides *antimache* in some other types of the *Prepona pattern* as e.g. that of *lycomedes* (fig. 17) and in all *Agrias* forms which show a great deal of variability (cf. figs. 66—86). By the incomplete or partial inversion the cases are meant when only certain portions of a pair of components undergo inversion, while the remaining portions of them retain prototypical positions, and thus the pheno-



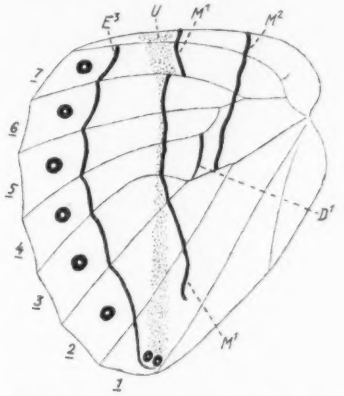
Text-fig. 9. The diagram of the positional inversion of the third Externa and the eye-spots on the hindwing of the genus *Prepona*. A. The third Externa lies distally from the eye-spots as in the prototype (text-fig. 1, p. 295). B. The third Externa is dislocated basipetally on the veins, the eye-spots pass through it. C. The third Externa has broken off from the eye-spots and is situated proximally from them, its shape shows traces of the vanished contact with the eye-spots. D. The third Externa has acquired its definite shape, the process of inversion is completed. E^3 — third Externa, other letters see text-fig. 1, p. 295.

menon may be also described as crossing over of components. Under the latter name the first example of the inversion has been described by me in *Pierella* (1928 a). We have seen that in that genus the Umbral stripe and the ocellar series cross over their ends on both wings showing, however, some distinctions in behaviour on the forewing compared with that on the hind one (text-fig. 10, p. 393). It is evident that crossing over in *Pierella* represents but a particular case of incomplete positional inversion. Among *Prepona* patterns the best instance of this sort is that of *chalciope* (text-fig. 11, p. 393) which its prototypical position of the eye-spots in the 1st cell

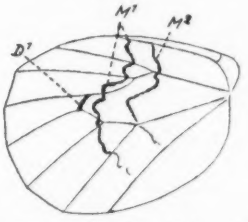
and inverted anterior ocellar components. Still another form of partial inversion exhibits the *laërtes* pattern of *Prepona*, in which the 2nd and 6th eye-spots have not yet passed totally through the third Externa while the ocellar marking lying in the middle cells have done so (cf. fig. 13). Thus even in



Text-fig. 10. Diagram of positional inversion in the genus *Pierella*. On the forewing the posterior end of the series of ocellar markings crosses over the Umbra (*U*). On the hindwing both the anterior and the posterior ends of the eye-spot series cross over the Umbra. Lettering: *M²d* — discal portion of the second Media. *M²1* — portion of the second Media in the 1st cell. Other letters see text-fig. 1, p. 295. (After B. N. Schwanwitsch, 1928 a.)



Text-fig. 11. Diagram of the positional inversion of the eye-spots and the third Externa in *Prepona chalciope*. In the 1st cell the third Externa is distal to the eye-spots (prototypical position), in the remaining ones it is proximal to them (inverted position). *E³* — third Externa, other letters see text-fig. 1, p. 295.



Text-fig. 12. Positional inversion in *Œneis jutta*. The first Discalis (*D¹*) lies distally from the first Media (*M¹*), which position is inverse to that in the prototype. *M²* — second Media.

the case of the eye-spots there are several forms of positional inversion: on the one hand it may be either complete or incomplete, on the other hand either the third Externa or the Umbral stripe may take part in the process. Besides this we have seen that inversion takes place in quite a distant area of the wing, viz. in the discal cell where the second Media and the second Discalis exchange their places. The case has some peculiarities of its own,

VOL. 11 1930

of which the principal is the splitting of the Media by the Discalis (p. 339), but it undoubtedly belongs to the same category of facts as the above mentioned ones and it is worth of remembering that this form of inversion occurs in both *Prepona* (fig. 23) and *Agrias* (fig. 73 and text-fig. 8, p. 385). Finally the proximal margin of the Umbra in *Prepona amphimachus* (fig. 58) comes to lie proximally from the middle portion of the first Media, thus the two components also requiring an inverted position. This case also shows some peculiar features. It must be undoubtedly considered as partial inversion as both the anterior and the posterior ends of the indicated components do not take any part in the process, the latter being totally restricted to their central portions. On the other hand the Umbra is very wide in *Prepona amphimachus* and only its very narrow peripheric area undergoes inversion, while the large rest retains the prototypical position.

Returning to my previous publications I should refer one pattern, which I have met in the palæarctic Satyrid *Œneis*. In *Œneis jutta* v. *magna* (text-fig. 12) the first Media of the hindwing enters the discal cell and after this having been done, a considerable accumulation of dark pigment appears on the discal veins resembling the first Discalis in everything but its position, which is distal to the first Media, while just the opposite is the case in the prototype. When describing that pattern (1929 a, p. 632, fig. 175) I did not decide to draw the homology between the marking in question and D^1 of the prototype only on account of the abnormal position of the former. Now, however, after having established several very various forms of the positional inversion the hypothesis does not seem unlikely that the same process develops in *Œneis jutta* v. *magna* as well and that the indicated homologisation may be correct.

In my paper on the *Catagramma* group of genera now in press there is described a very close approximation of the middle portions of the first and second Mediæ to the base of the hindwing, so that like the preceding *Œneis* case they come to lie proximally from the first Discalis. In the majority of the representatives of that group the process is concomitant with a great amount of other modifications not to be described here. But in some patterns as e.g. that of *Catagramma texa* (l.c., fig. 125) the representation of the positional inversion of M^1 and D^1 seems to be rather perfect.

Thus we have seen that the positional inversion is recorded in four groups of butterflies standing in the system fairly far from one another. It deserves attention, however, that three of them belong to the highest in their families concerning the wing-pattern. The components in which the inversion takes place are rather numerous. They are E^3, U, OC, M^1, M^2, D^1 and D^2. The components in which the process has not been discovered are E^1, E^2, G^1, G^2, B, I and V. It is very unlikely, however, to meet inversion in I and V owing to those longitudinal stripes being closely connected with

the veins and cells. A comparative rarety of G^1 and G^2 is also not favourable to discover in them a modification which by no means belongs to the common ones. Finally E^1, E^2 and B being placed in the peripheric areas of the veins are generally less liable to modifications than the components of a more central position, i.e. just those in which inversion does occur. Thus this remarkable phenomenon has been recorded in all the components of the prototype which generally exhibit the maximum development of modifications. It may be said, therefore, that the occurrence of the positional inversion is general with regard to the most variable components of the prototype and is fairly wide with regard to the system of Nymphaloid butterflies. That all means, I believe, that the positional inversion of pattern components in spite of its comparative rarety must be regarded as a very profound principle governing the evolution of the wing-pattern.

VOL. 11 1930

On the other hand to acquire an inverted, so to say, "alien" position this is the maximum of modification which is known to us in the pattern components, and I dare to say, which may be imagined in them. None of the other modifications as e.g. dislocations, alterations in size, structure and coloration, eliminations, coalescences and so on result in such a thorough alteration of the prototypical state of things as the positional inversion does. In my description of the crossing over in *Pierella* I have pointed out that that phenomenon contradicts to the principal criterion of homology, namely that of position (1928 a, p. 490). The same is the case of the positional inversion of course. Really were the above final results of the process of inversion to be its only manifestations known, that would render impossible the very construction of prototypes or of any other morphological schemes in the modern sense of them, since their essential idea is an orderly relative position of the components which they are built of. The latter may be displaced, disfigured, disappeared and modified in many other ways, but their relative positions remain unaltered, which is the principal means of recognizing homologies if even the components have undergone far reaching modifications. Different is the case of positional inversion where if considering the final stages only the criterion of the position cannot be used and, as I experienced myself in the beginning of my *Prepona* research, no idea whatever could be get about the meaning of the facts in question. The only sure method to get over the difficulty is, at present, that of morphological series which enables us to trace gradually how a status inconsistent with the morphologic law evolves from a normal one. It is obvious, therefore, that a great power must be ascribed to the factor which deprives the pattern components of their most fundamental characters.

The above consideration evidences, I believe, that the positional inversion of components should be regarded as the most powerful and the most profound of all the known principles governing the evolution of the wing-

pattern. In my paper on the *Pierella* group (1928 a, p. 520) I did not decide to number the crossing over among the principles or rules of the pattern evolution as the materials published seemed not sufficient to formulate a new rule. Now after having established that crossing over is a particular case of a more general phenomenon of inversion, the latter being recorded in a number of components and in a number of genera it becomes quite reasonable to include inversion in the said rules. I should only add that this rule may be described as a sort of extraordinary method which is in use principally in the eminent cases of highest patterns and results in a wonderful effect if used.

The above data concerning positioinal inversion are of course very far from being its exhaustive description. The nature of the phenomenon is surely much more complicate than one might conclude from the aforesaid. It is enough to remember that in *Prepona chalciope* we have seen the singular fact of "covering" of the Umbra by the first Media (fig. 3, p. 333). This is on the one hand resembling those examples of the interaction of pattern components which may be described as destroying of one component by another in some *Catagramma* (text-fig. 22, p. 199 in my paper of 1930). On the other hand the *chalciope* case is in the closest connection with the typical positional inversion of the Umbra and the first Media in the *amphimachus* pattern (p. 394). I restrict myself to these few remarks as I am not able at present to connect the described facts with each other in a satisfactory way. Some new data are required to render possible generalisations in this extremely interesting direction.

To conclude this paragraph I should say that the establishing of the positional inversion seems to be a not less important result of the present investigation than the reducing of the genera *Prepona* and *Agrias* to the Nymphaloid prototype.

§ 2. OTHER MODIFICATIONS.

As to the other modifications of the prototype of a more common character than the positional inversion a number of them have been dealt with in the foregoing description. In my previous publications I have formulated several principles or rules which govern the evolution of the wing-pattern. They are combination (elimination), alteration in size, dislocation (general and cellular), division, coalescence, formation of complex components and melanisation (general and partial). Nearly all of these rules have been used in the above as descriptive terms, so that it seems quite unnecessary to lengthen the paper by proving particularly that they may be illustrated by the examples taken from the evolution of *Prepona* and *Agrias* patterns. It should be remembered in this connection that a great many modifications

observed in the two genera correspond wholly or in part with those in some other genera, which resemblances are noticed in each particular case in the foregoing description. Some other modifications, however, have been recorded which are of a singular sort and seem to occur nowhere beyond *Prepona* and *Agrias*. Two of the latter are especially remarkable and deserve some attention.

A. Budding of components.

One of them is the formation of the External circles, also called false eye-spots, from the third Externa on the forewing of *Prepona*. A detailed description of those circles is given in the chapter III (p. 323, figs. 33—45), while an undoubted inclination to form the same components has been recorded in *Agrias* as well (p. 388, fig. 88). The External circles (E^3c) originate from their maternal stripe (E^3) by division. The latter process is generally speaking one of the usual principles of the pattern evolution. Its most common form is the dissolution of transverse stripes into cell portions or into pieces of greater length, so that the division is transverse with regard to the stripes themselves. This form of division is exemplified in the first Media of many *Prepona* (figs. 42, 43). Different is the case of the External circles. Each cell-portion of the third Externa divides into distal and proximal parts (cf. fig. 35), so that the division may be described as longitudinal concerning the general direction of the third Externa. This is not, however, a longitudinal splitting of a stripe into two similar halves like e.g. the subdivided condition of the Discalia in the prototype (cf. D^1 and D^2 in the text-fig. 1, p. 295). On the contrary the products of the division do not resemble each other in any way. The proximal of them retains the characters of a common cell-bar, the distal one behaves, however, otherwise: its two ends meet each other, fuse accordingly and a peculiar circular or reniform component is resulted in, which shows no contact with the veins and lies "free" at the bisecting line of its cell. Therefore the division is so to say assymmetrique and perhaps the word budding suits better than division for the characteristic of the process. As far as my experience goes the cases are few which deserve the name of budding of pattern components. At present I am able to refer only on two examples of this modification. One of them has been briefly described by me (1924, p. 520, fig. 15) on the forewing of a Brassolid *Opoptera acadina*, where the discal portion of the second Media gives rise to a ring-shaped component which comes to lie distally from its maternal stripe. Another example is the formation of the "Medial hook" on the hindwings of the genera of the *Catagramma* group, described by me (1930) and developing as follows: a comparatively small portion of the first Media separates from the main part of the stripe, remains

VOL. 11 1930

stationary and becomes oval while the said main part shifts to the wing base. The essence of the three enumerated cases is undoubtedly the same, viz. some ring-shaped component breaks off from the stripe and the latter becomes again a more or less normal stripe after the completion of the budding. The basipetal dislocation of the maternal stripe and the lack of inclination to displace which is typical of the "buds" seem to be the principal causes of the phenomenon at all (undoubtedly in the *Catagramma* group and *Prepona* and very likely so in *Opoptera*). The distinction to be drawn between the *Prepona* pattern and the two other ones is that in none of the latter the process shows serial character. Only one ring-shaped component restricted principally to the discal cell is budding off from the Mediæ in both the *Catagramma* group and in *Opoptera*. In the meantime eight External circles evolve from the third Externa in *Prepona*, which have been recorded in every of the marginal cells of the forewing. Thus it is obvious that with regard to the scale of the budding of components *Prepona* surpasses greatly few other genera, which exhibit this rare and peculiar modification. Of course the opinion of the *Prepona* pattern being a very highly specialised one is greatly favoured by the above consideration. It is reasonable, I believe, to add the budding of the pattern components to the other previously formulated principles of their evolution.

B. Complex components.

We have now to return to the complex components dealt with in the above. Before to do this, however, a sort of preliminary classification should be given of the complex components in general.

There are two chief types among the latter which may be called homomere and heteromere. By the homomere type the cases are meant in which every two cell-portions fusing into a complex component lie in one cell and thus the morphological composition of the component resulted in is the same in all the cells crossed by it. The formation of $E^3 + U$ in the *amydon* type (figs. 75—81) and of $M^1 8 + M^2 8d$ in the same (figs. 77, 80) are its simplest examples. The general formula of homomere components is $An + Bn$ meaning by A and B the names of the corresponding components of the prototype and by n the numbers of the cells in which they are situated. There are at least two classes of homomere components. Firstly they may be unicellular, i.e. restricted to only one cell as the just mentioned $M^1 8 + M^2 8d$ of *Agrias*, secondly they may be multicellular, i.e. be belonging to more than one cell, as e.g. $E^3 + U$ of *Agrias amydon* (fig. 80), the complete formula of which would be $E^3 (-2.3.4.5.6.7) + U (-2.3.4.5.6.7)$, i.e. n of the above general formula to be represented by a series of numbers. On the other hand homomere components may be classified otherwise on the basis of the

way of union of their constituent parts. The simplest way of it is the lateral coalescence, i.e. the two cell-portions join by their sides on their total length, as it is e.g. in the mentioned $M^1 8 + M^2 8d$ and $E^3 + U$. Another way is when the two ends of one cell-portion coalesce with the corresponding ends of another, while the middle parts of the united components are not in contact and so ring-shaped components arise like $M^1 8 + M^2 8d$ of *Prepona lycomedes* (fig. 63). This way may be called bi-terminal coalescence. Uniterminal coalescence occurs as well, which is the cause of $M^1 8 + M^2 8d$ being fork-shaped in *Agrias phalcidion* (fig. 76). A very peculiar way of coalescence exhibits *Agrias sardanapalus* (fig. 70) in its $M^1 7 + M^2 7$, which may be called termino-lateral as the anterior end of the turned round $M^2 7$ has fused with the proximal side of $M^1 7$. It is interesting to notice that three of the last described ways of fusion are illustrated by the different conditions recorded in the same component $M^1 8 + M^2 8d$.

VOL. 11 1930

By he heteromere complex components I mean those in which every two cell-portions put in contact to form a complex component lie in the different viz. neighbouring cells and thus the anterior cell-portions of the component resulted in differ in their morphological composition from the posterior ones. The purest examples of it are $M^1 + M^2$ and $M^2 + D^2$ stripes resulted from the process of pierellisation (text-fig. 7, p. 343). The general formula of the heteromere component is $Am + Bn$, in which A and B are the names of the integral prototypical components, while m and n mean the numbers of their cells. E.g. because the forewing portions of M^2 and D^2 in text-fig. 7B are situated in the 1st and 4th (discal) cells respectively the complete formula of the component is $M^2 1 + D^2 4$. A substantial distinction between the formula of the homomere component ($Am + Bm$) and that of the heteromere ($Am + Bn$) lies in their symbol for the numbers of the cells which are identical in the two parts of the former formula (m) and different in those of the latter (m, n).

The heteromere components cannot be unicellular of course, they are at least bi-cellular, mostly multicellular. As to the joining of their constituent parts the terminal way of it is the most typical of them. It should be emphasized, however, that it differs substantially from the above indicated terminal fusions of the homomere components. In the latter the corresponding ends are in contact, i.e. the anterior ends of two cell-portions coalesce with each other and the posterior ones do the same. In heteromere components the opposite ends of two cell-portions are in contact, i.e. the anterior end of one adheres the posterior end of the next, as it is readily seen in the pierellisation diagram (text-fig. 7). In some aberrant cases as in the so called "88" pattern of the *Catagramma* group something like the lateral coalescence in heteromere components takes place as two circular components belonging to different cells are put in contact.

It is interesting to examine now the most important complex components of *Prepona* and *Agrias* from the point of view of the described criteria. Some of them are already discussed in the foregoing.

In *Prepona pylene* (fig. 23) the proximal halves of the 2nd and 6th Circuli (*C2*, *C6*) are supposed to join with the neighbouring portions of the third Externa. The continuous stripe resulted in is a typical heteromere component with the complete formula $E^3 1 + C2 + E^3 (3.4.5) + C6 + E^3 7$. Exactly the same stripe occurs in *Prepona miranda* (fig. 16), while it is ripening in *Prepona werneri* (fig. 25).

The forewing of the last named species (fig. 24) shows the anterior portions of the first Media coalesced with the two portions of the third Externa thus forming the stripe $E^3 (2.3) + M^1 (4.5.6)$, which is one of the best examples of the heteromere type. Its singular composition is unparallelled in any form of the two genera under consideration and as far as I know in any other group of the Nymphaloid families.

Two instances of homomere coalescence show the *laërtes* patterns of *Prepona*. In one of them (*P. gnorima*, fig. 34) the basifugally displaced discal portion of the second Media fuses with the first Discalis (D^1), thus $M^2 4 + D^1$ being the result. The case is not very typical, however, owing to the simultaneous degeneration of $M^2 4$, and is fairly exactly reproduced in *Agrias* (figs. 91, 92). Another example is the third Externa fusing with the first Media in the 3rd cell in fig. 45, thus forming $E^3 3 + M^1 3$. The process is also not very typical since the anterior halves of the cell-portions do not take part in it.

In *Prepona amphimachus* (fig. 59) $M^1 2$ and $M^1 3$ come to lie on the geometrical prolongation of D^1. Were the three cell-portions to be in an actual contact a most typical heteromere component $M^1 (2.3) + D^1$ would be the result.

A rather aberrant state of things exhibits the rectilinear stripe designated $U (1.2.3)$, $M^1 (4.5.6)$, $U (7.8)$ on the hindwing of the same species (fig. 60). It has been shown (p. 358) that the middle part of it designated $M^1 (4.5.6)$ owes its origin to the fusion of the corresponding portions of the Umbra and the first Media (cf. figs. 50 and 62) and hence one might consider it as a genuine homomere component of the formula $U (4.5.6) + M^1 (4.5.6)$. But on account of the fact that the ends of the stripe designated $U (1.2.3)$ and $U (7.8)$ are of purely Umbral origine the total of the component may be characterised as heteromere with the homomere portion in the middle, of which the complete formula $U (1.2.3) + [U (4.5.6) + M^1 (4.5.6)] + U (7.8)$ is referred to already (p. 359). It should be added, however, that the Umbral component which differs in its scattered pigmentation from the uninterrupted black of the Medial component seems to undergo a marked degeneration in the said homo-

mere portion. Were the Umbral component be extinguished by the latter process at all, the formerly homomere portion would become purely medial and accordingly the total of the complex component would become pureiy heteromere.

The behaviour of the 8th cell-portions of the first and second Mediæ forming in different ways the purely homomere $M^{1}8 + M^{2}8d$ in *Prepona* and *Agrias* (figs. 63, 76, 77, 80) has been referred to already together with $M^{1}7 + M^{2}7$ of *Agrias sardanapalus* (fig. 70). The bow-shaped $M^{1}8 + M^{2}8d$ of *Agrias lugens* (fig. 69) should be also noted here, which, as shows the comparison with fig. 72, owes its origin to the fusion of the anterior ends of its integral stripes and hence may be described as homomere component arisen by the uniterminal coalescence.

Two heteromere components are very typical of the *sardanapalus* pattern of *Agrias,* which are the 1st cell-portions of the first and second Mediæ ($M^{1}1$, $M^{2}1$) joined with the remaining anterior portions of the Umbra (U) and the first Media (M^{1}) respectively. They are represented at their best in *Agrias lugens* (fig. 69) and their formulæ are $M^{1}1 + U$ and $M^{2}1 + M^{1}$.

Also the "temporary union" of $M^{1}8$ with $M^{2}7$ and $D^{2}a$ in *Agrias sahlkei* (fig. 75) is heteromere.

The most important homomere component of the *amydon* type of the *Agrias* pattern viz. $E^{3} + U$ has been discussed already (figs. 76—81). Two other homomere components appear in the discal cells of the same *Agrias* forms in connection with the division of the second Discalis into anterior ($D^{2}a$) and posterior ($D^{2}p$) portions and their shifting in the opposite directions. The former coalesces with the first Discalis and forms a very singular component $D^{1} + D^{2}po$ (fig. 78), while the latter fuses with the second Media thus producing $M^{2}4 + D^{2}a$ (fig. 78).

The last component to be discussed here is the heavy black stripe crossing the basal area of the wing in *Agrias zenodon* (fig. 79) (cf. also text-fig. 8, p. 385). The formula of it has been given when describing the *amydon* type of pattern (p. 379) and runs as follows: $(M^{1}1 + M^{2}1) + + (M^{2}4 + D^{2}a) + M^{2}7 + (M^{1}8 + M^{2}8d)$. Thus in the 1st cell it is built of the first and second Mediæ. In the discal cell the second Media and the second Discalis form it, in the 7th cell nothing but the second Media takes part in it and finally in the 8th cell the first and second Mediæ compose it. The component is extremely interesting from two points of view. Firstly that apparently the homogenous stripe really derives from the three different components of the prototype, that is M^{1}, M^{2} and D^{2}, while in none of the other complex stripes the participation of more than two such components has been recorded. Of course the coalescence of t w o Circuli with the third Externa in *Prepona pylene* dealt with in the above does not fall under this

VOL. 11 1930

category as both Circuli belong to the same series in the prototype. Secondly all the coalescences in the component in question are homomere, which are indicated by putting in brackets the corresponding pars of indexes in the above formula. But the component $M^1 8$ besides its homomere fusion with $M^2 8d$ is also coalesced with $M^2 7$, which union is undoubtedly heteromere and thus both principal ways of the formation of complex components are coexistent in one stripe. This state of things reminds the above indicated one in the Umbro-Medial stripe of *Prepona amphimachus* (fig. 60) but of course must be regarded as much more advanced both on account of all the components being stronger developed and more completely fused and of the fact of presence of three homomere portions of different composition in *Agrias* instead of one in *Prepona*. I think that the name of ***super-complex component*** would suit the case quite, and if we remember that $M^2 4$ and D^2 occupy inverted positions in that stripe it becomes undeniable that the latter belongs to the most extraordinary things met in the wing-pattern of butterflies.

§ 3. ELASTICITY AND INTERACTION OF PATTERN COMPONENTS.

In my previous publications the phenomena of elasticity (1925, 1929 a) and of interaction (1929 b) of pattern components are described. By the former I mean the fact that the alterations in shape of the components may be of such a sort that the best way to describe them is to adopt the terms used when one deals with the elastic bodies as e.g. distension, bending and so on. It should be strongly emphasized, however, that the pattern components do not represent corporeal things at all, and that their indicated property is probably dependent upon the distortions of some real bodies in the pupal or larval life. One of the best instances of this phenomenon in *Prepona* is the formation of the External circles ($E^3 c$) on the forewing. Let us examine the process e.g. in the 6th cell. $E^3 c6$ in fig. 34 is still connected with the maternal stripe by a sort of neck and each of the separating components is markedly tapering towards its mate, so that their general aspect resembles greatly the moment of dividing a glass rod in a gas burner flame. In the next figure the neck has become filiform like a very thin glass thread. In fig. 42 the neck has vanished but $E^3 c6$ still exhibits its trace being sharp at the proximal end. A similar sharp protrusion also shows the E^3 portion, thus the two components being very much alike two halves of the above glass rod after their beaking off from one another. Thus the tension and the breaking off are evident in E^3. Finally in fig. 43 $E^3 c6$ is shaped oval, the above sharp protrusion being evidently smoothened owing to the elasticity of the whole component. The same is the state of the things in the other cells.

Different alterations in the shape of the third Externa, which reveal the elasticity of that stripe and depend upon the passage of the eye-spots through it, are already referred to (p. 310).

The stripes of *Prepona,* which are mostly very narrow, do not represent a very good opportunity to observe the narrowing of the components, which is a typical result of their tension in some other genera (cf. my paper of 1929 a, p. 645). But e.g. in *Prepona werneri* (fig. 24) the ends of the third Externa bracket-like cell-portions in the 2nd and 3rd cells [$E^3(2.3)$] are typically tapering towards the veins, which is obviously depending upon those components being both dislocating basipetally and fixed as it were to the veins. Similar is the case of the anterior end of M^13 in *Prepona amphimachus* (fig. 49).

In *Agrias* with its broader stripes there are several good examples of the phenomenon. So the anterior part of M^11 in *Agrias salvini* (fig. 66) is bent proximally along the 2nd vein and tapering markedly towards the end, thus being distended. In *Agrias intermedia* (fig. 68) the same component exhibits both ends bent down and tapering. A very typical condition is observed on the forewing of *Agrias salvini* (fig. 91), where the 4th cell-portion of M^1 has strongly shifted basifugally and shows its posterior part bent basipetally along the 4th vein and tapering towards the end. Quite similar bending and tapering is readily seen in the posterior end of M^24 in *Agrias ædon* (fig. 92) and *Agrias narcissus* (fig. 87). It should be noted, however, that the abundant accumulation of the black pigment occurring in the *Agrias* pattern components seems to result in some decrease of their elasticity. Generally, however, both *Prepona* and *Agrias* exhibit a sufficient number of examples of the elasticity of pattern components and thus do not deviate from the other genera in this very important quality of the wing-pattern.

The interaction of pattern components is an extremely interesting phenomenon, especially elucidated in my paper of 1929 b (p. 41) and also in the paper on the *Catagramma* group (1930, p. 257). It may assume several forms not to be mentioned all here. One of the most frequent of them is a sort of pressure directed from the part of the eye-spots against the other components. An essential feature of the process, however, is that the components "pressing" one another are not in contact but, using KÜHN's expression (1926), there is a sort of "repulsion zone" between them. Few cases of this form of the interaction occur in *Agrias.*

The series of eye-spots in *Agrias amydon* (fig. 77) lies at a considerable distance from the stripe $E^3 + U$ and the distal margin of the latter is fairly straight and undisturbed. In *Agrias excelsior* (fig. 81) the interspace between the two components in question is considerable narrower and its distal mar-

VOL. 11 1930

gin is markedly curved in in every cell but the 5th one. The indicated curvations are very regular and exactly concentric with the eye-spots of the corresponding cells. Because the shape of eye-spots remains unaltered in *excelsior* compared with *amydon* it is evident that when the two components in question approach each other only one of them undergoes an alteration, and since the character of the latter is obviously in correspondence with the form of the other component no doubt remains that the stripe $E^3 + U$ is really influenced by the eye-spots which mould it as it were. Only in the 5th cell the described concavity is not pronounced, which is evidently due to the fact of $E^3 + U$ being fairly distant from the eye-spot in that cell. Also the narrowness and the sharp outline of the interspace between $E^3 + U$ and the coalesced eye-spots in *Agrias zenodon* (fig. 79) gives the impression that the two components "press" intensely upon one another. The process in *Agrias* is in full correspondence with the influence of the eye-spots upon the neighbouring components in *Morpho* discussed in my paper of 1929 b (p. 41).

Another example of interaction in *Agrias* are possibly the eye-spots themselves. We have seen that in the *sardanapalus* series the eye-spots gradually increase, which is evident if comparing figs. 66, 68, 69 and 70 in the sequence given. That increase is of a peculiar sort, however, as the eye-spots expand themselves principally along their cells and some repulsion seems to reduce to a certain minimum the possibility of their approximation to each other. This is the cause of the acquisition of a nearly rectangular form in some of them as e.g. the 3rd, 6th and 7th eye-spots in the fig. 70, which has been noted already (p. 367). In the *amydon* type that repulsion does not seem so strong, which renders possible the eventual fusion of all the eye-spots together in *zenodon* (fig. 79). It is not unlikely, however, that the shape of the eye-spots is influenced not by themselves but by the veins, since rather a similar elongation of an eye-spot has been described by me in the Nymphalid *Junonia* (1926, p. 499, fig. 4), where only the veins may be responsible for it as no other eye-spots are situated close by.

It is not likely to discover this form of interaction of components in *Prepona* with its typical narrow stripes and very wide interspaces between them, except a very common case of the influence of the eye-spots upon Circuli (fig. 23). But when describing the positional inversion (pp. 304, 310), it has been remarked that the eye-spots and the third Externa influence each other, the former becoming flattened when in contact with the latter, while the latter itself becomes distended.

The above evidence suffices to say that the interaction of pattern components does occur in *Prepona* and *Agrias* and thus in this respect these two genera do not differ from the other more generalised ones, in which the phenomenon has been sooner discovered.

§ 4. COMPARISON OF PREPONA AND AGRIAS PATTERNS.

It seems reasonable to conclude this paper by a general comparison of the patterns of the two genera under consideration. It should be repeated here, that the relationship of *Prepona* and *Agrias* is very close. Some authors are inclined to interpret them generally as one genus, and really such patterns as those of *Prepona præneste*, *Agrias salvini* and *Agrias narcissus* (figs. 64, 66, 87, 90) serve excellent connecting links between the more diverging forms of their genera. The below characteristics does not intend to embrace such forms. Its purpose is not to summarize the resemblances of the genera in question, which, I believe, are sufficiently elucidated in the above, but to turn attention to the distinctions which are really existing between the *Prepona* and *Agrias* types of the wing-pattern in spite of their closest connection.

VOL. 11 1930

It should be pointed out first that the interrelation between the undersides of the forewings and those of the hindwings in the *Prepona* type is thoroughly different from that existing in the *Agrias* type.

On comparing the forewings of different *Prepona* forms with their hindwings (cf. figs. 18 with 19, 22 with 23, 24 with 25 and the pairs in figs. 47—50) it is readily seen that both wings exhibit the same type, which may be described as polynome, well pronounced pattern situated on a light ground. There are distinctions between the two wings of course, the absence of the eye-spots on the fore one being the most important, but they do not influence the general uniformity of the color-pattern in any considerable way. In many *Prepona* there are no wide black or dark brown areas at all (figs. 18, 19, 24, 25, 47, 48). If being present such areas are restricted to the 1st cell of the forewing (figs. 33—45, 49, 51) and may be called dorsal dark areas as they start from the dorsal region of the wing. It seems that only in the forms more closely allied to *Agrias* they enter the 2nd cell (figs. 89, 90). These areas arise partly owing to the broadening of components (E^3 in fig. 51), partly owing to the melanisation, i.e. darkening of the ground (the interspace between $M^1$1 and $M^2$1 in the same figure). But in any case their appearance is that of a new type of the color-pattern thoroughly different from that of the hindwing and of the remaining area of the forewing. This is obvious even in the *amphimachus* pattern with its wide melanised areas originating from another sourse (figs. 53, 57). The emphasis should be laid upon the fact that the dark areas in question being not unfrequent in *Prepona* are by no means wide in that genus.

Different is the case of *Agrias*. The expansion of the dorsal dark area begun in *Prepona buckleyana* and *P. præneste* (figs. 89, 90) advances anteriorly (figs. 96, 97, 98) and has been already described (p. 390) together with the appearance of other dark areas and the suppression of all the prototypical components by dint of every possible way of degeneration. The result

may be seen in the forewings of *Agrias sardanapalus* (fig. 94) and *Agrias phalcidion* (fig. 98) with their oligonome patterns and wide dark or empty areas rendering them quite different from their respective hindwings (figs. 70, 78), which exhibit even more polynome and more "crowded up" patterns than those of *Prepona* which they derive from. This distinction between the anterior and posterior *Agrias* wings has been noted already. It should be emphasized now that it is one of the distinctive characters of the *Prepona* and *Agrias* types, i.e. in the former the polynome pattern covers the whole underside surface except a small dorsal area, in the latter the polynome pattern is restricted to the hindwing only, while the forewing shows oligonome pattern of a sort very close to that of the indicated dorsal area of *Prepona*.

It has been pointed out that on the basis of OUDEMANS's data (p. 354) it seems likely that the dorsal area of the forewing in *Prepona* is the only part of the under surface which is concealed in the resting butterflies. The same data suggest the idea that *Agrias*, when sitting, hides between the hindwings the total of the forewings except their apical ends as e.g. *Pyrameis* does.

Let us now compare the above polynome patterns of the two genera. That of *Prepona* shows a number of modifications described in the five first chapters of the present paper. Among them there are some of extraordinary interest and of great morphological significance. In spite of this, however, the underside of *Prepona* does not give impression of anything very exceptional compared with the average patterns of the Nymphaloid families. This statement somewhat contradictory to the difficulties of the above analyses may be explained as follows. The great majority of the modifications observed in *Prepona* like the absence of the first and second Externæ, the concave and bracket-shaped cell-portions of the third Externa, the stripe-like Umbra making itself rectilinear on the hindwing, the elimination of all the eye-spots except two of them, the pierellisation of Mediæ, a number of minute dislocations in the same stripes and the division of the second Discalis into two halves, all this occurs in many branches of the huge bulk of the Nymphaloid genera. Of course every genus makes its own way in each of the enumerated modifications and combines them differently than every other genus. But the essence of the thing is the same in all of them. There are, however, two modifications of quite uncommon character, viz. the positional inversion and the formation of the external circles. But with regard to inversion the emphasis should be laid upon the fact that this phenomenon by no means results in any great deviations of the general appearance of butterfly from a common type. Its most important form, i.e. that of the inversion of the third Externa and the eye-spots, is far from being easily to recognise at once. It should be remembered that the former

component may either vanish almost totally (fig. 62) or exhibit a form which is not typical at all (fig. 5). Equally the eye-spots, and even the ocellar markings, may be reduced to a minimum (figs. 18, 19). If both components in question are sufficiently pronounced a careful analysis of the whole of the pattern is indispensable to discover the very fact of their abnormal position. The general aspect of e.g. *Prepona lycomedes* (figs. 47, 48) by no means suggests an instant idea about anything unusual in its ocellar series. Still less conspicuous are the two other cases of the inversion in *Prepona*. That of the Umbra and the first Media in *amphimachus* (fig. 58) seems not to be a frequent thing. The inversion of the second Discalis and the second Media is also not of a striking character, as the second Media is strongly inclined to degenerate in the discal cell and to disappear at all from it. On the other hand when it is sufficiently pronounced it is again not easy to establish the very fact of the inversion. Thus the positional inversion does not influence much the general aspect of the *Prepona* wings.

VOL. 11 1930

The formation of the External circles is rather a conspicuous process and its middle stages, which are generally prevailing, result in a somewhat peculiar aspect of the wings. But the point is that this modification is very easy to grasp its essence and therefore it becomes evident at once that only one component is involved while the greater part of the wing does not represent anything exceptional.

Different is the case of *Agrias*. Even its most generalised forms like *salvini* (fig. 66) look uncommon, which impression gets much stronger if passing on to the *sardanapalus* and *amydon* types of pattern. There are perhaps three main factors responsible for this, which are already mentioned in the foregoing.

One of them is the extraordinary completeness of the *Agrias* pattern. We have seen that in the formula of *Agrias sardanapalus* (p. 371) the longitudinal stripes and the Granulatæ are the only missing, all the other components of the prototype being present. There are very few wings in the Nymphaloid families, which can rival *Agrias sardanapalus* concerning its polynome formula.

Another factor in question is that in other polynome patterns the components are mostly not very strong. Meanwhile in *sardanapalus* (fig. 70) all the components are very heavy except few of them (E^1, B) and exhibit a great amount of black pigment. In the *amydon* type a pronounced nigrism appears, i.e. the components become intensely and totally black and expand so that the interspaces between them become quite narrow. It has been pointed out already (p. 372) that the indicated expansion is more or less equal in all the components of *Agrias*, while a predominating development of some or other groups of components and the rudimentation or absence of the rest is the general rule in the other genera.

Finally the third factor is the extremely singular character of modifications which are distinctive af the *Agrias* pattern compared with that of *Prepona*. Let us briefly recapitulate them. In the *sardanapalus* pattern (fig. 70) the bow-shaped $M^1 8 + M^2 8d$ and $M^1 7 + M^2 7$ arise from the fragments of the Mediæ; the 1st cell-portions of U, M^1 and M^2 shift basifugally and the complex components $U + M^1 1$ and $M^1 + M^2 1$ arise accordingly; the rest of M^1 embraces closely the discal cell from the back and becomes exactly concentric with U, E^3 and the eye-spots series and finally several transverse cell-portions acquire longitudinal direction, their anterior ends becoming distal. In the *amydon* pattern (fig. 80) U and E^3 fuse together; the two halves of D^2 fuse one with D^1, another with $M^2 4$ and finally the "super-complex" component $(M^1 1 + M^2 1) + (M^2 4 + D^2 a) + M^2 7 + (M^1 8 + M^2 8d)$ arises. As far as my experience goes none of the enumerated processes is reproduced in any other genus of the Nymphaloid families. The indicated character of dislocations and coalescences would be alone sufficient to produce a very aberrant pattern. Because it is concomitant with the nigrism and the very polynome pattern formula it becomes clear why the *Agrias* patterns look so singular.

On account of the above consideration the following general comparative characteristics may be given of the *Prepona* and *Agrias* types of pattern. In *Prepona* one fundamental modification of the prototypical state of things takes place, i.e. that of positional inversion of some components, while the rest of the *Prepona* pattern nearly remains on the level of the other Nymphaloid genera. *Agrias* starts from the point where *Prepona* has stopped. On the basis of the inversion already completed the pattern components of *Agrias* evoluate mostly in quite new and unparallelled directions and one of the highest types of the wing-pattern in Rhopalocera is the result.

SUMMARY.

The morphology of the underside wing-patterns of *Prepona* and *Agrias*, two closely allied genera of the South American Nymphaloid butterflies, has been investigated.

The Nymphaloid prototype (text-fig. 1, p. 295) constructed by the author (1924) proved to be a basic scheme of their wing-pattern, 26 out of 41 components, which the prototype is built of, being recorded in them (text-fig. 6, p. 321). This result is very important as the two genera belong to the most highly specialised ones among Rhopalocera and their deviation from the prototype is uncommonly great.

The prototype undergoes in *Prepona* and *Agrias* very numerous and variable modifications, which have been studied by the method of morphological series used in the previous publications of the author. The most

remarkable among the modifications is the positional inversion of the pattern components, the essence of which is, that a component lying distally from another component in the prototype, comes to lie proximally from that component in the modified pattern and thus the relative positions of a pair of components become inverted compared with the prototype (text-fig. 3, p. 311). The inversion of components not being frequent has been recorded, however, in several pairs of components and in connection with the author's previous data may be regarded as a profound and powerful principle governing the evolution of the wing-pattern and resulting in a status which is in contradiction with the principal criterion of homology viz. that of position. The gradual development of the positional inversion is restricted to *Prepona*, while *Agrias* shows only final stages of it.

The formation of "false eye-spots" is discovered in *Prepona*, which are "budding off" from one of the stripes. In connection with the facts recorded in the other genera the budding of components may be numbered among the rules of the pattern evolution previously formulated by the author.

A number of modifications of the prototype are recorded in *Prepona*, which are rather resembling those occurring in the other groups, which makes close the connection of the genus with the main stem of Nymphalidæ.

Different is the case of *Agrias*, which genus being an undoubted derivative from *Prepona* follows a singular way in its evolution. The principal interest of the latter lies in the fact that a number of dislocations and coalescences develop in the *Agrias* pattern which do not occur in the other genera and several complex components thus arise, which are of a very singular morphological composition. Besides this the wing-pattern of *Agrias* is very polynome, i.e. its components are very numerous and exhibit utmost nigrism and expansion of the great majority of components. All that results in a most peculiar aspect of *Agrias* hindwings. Its forewings, however, show quite another type of pattern, which seems rather frequent in some other highest exotic Nymphalidæ and is not fully analysed yet.

Among the different types of the *Prepona* pattern two are especially aberrant, which are called *werneri* and *amphimachus* pattern according to the names of corresponding species. In the former some uncommon dislocations on the forewing result in its being obliquely crossed by three parallel rectilinear stripes (fig. 24). In the latter both wings are divided into distal dark and proximal light halves and all the pattern components situated in the light half are almost totally vanishing (figs. 55, 56).

The hindwing patterns of *Agrias* are classified under three main types which according to specific names are called *sardanapalus*, *amydon* and *hewitsonius* types and evolve from the *Prepona* pattern and from one another in the sequence given (text-fig. 8, p. 385). *Sardanapalus* is the central type of the genus, *amydon* differs from it in some supplementary complex

VOL. 11 1930

components and pronounced nigrism, *hewitsonius* shows total elimination of a great number of components.

The phenomena of elasticity and of interaction of pattern components previously established by the author are recorded in *Prepona* and *Agria* as well.

A sort of classification of the complex components is given, their two principal categories being named homomere and heteromere. In the former every two coalescing cell-portions lie in the same cell, in the latter they belong to different (neighbouring) cells. The *amydon* type of the *Agrias* pattern shows a complex stripe in which both homomere and heteromere coalescences are recorded. This may be called "super-complex" component.

BIBLIOGRAPHY.

Eimer, G. H. Th. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig 1897.

Henke, K. Über die Variabilität des Flügelmusters bei *Larentia sordidata* F. und einigen anderen Schmetterlingen. Zeitschr. Morph. u. Oekol. Tiere, 12, 1928.

Hering, M. Deutsche Entom. Zeitschr. Iris, 39, 1925.

Kühn, A. Über die Änderung des Zeichnungsmusters von Schmetterlingen durch Temperaturreize und das Grundschema der Nymphalidenzeichnung. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., 1926.

Oudemans, J. Th. Étude sur la position de repos chez les Lépidoptéres. Verh. Konink. Akad. Wetensch. Amsterdam, X, 1903.

Schröder, Ch. Handbuch der Entomologie, Bd. II. Jena 1929.

Schwanwitsch, B. N. On the ground plan of wing-pattern in Nymphalids and certain other families of the Rhopalocerous Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London 1924.

— On a remarkable dislocation of the components of the wing-pattern in the Satyrid genus Pierella. Entomologist, LVIII, 1925.

— On the modes of evolution of the wing-pattern in Nymphalids and certain other families of the Rhopalocerous Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London 1926.

— (Shvanvich, B. N.). Some peculiar modifications of the wing-pattern of Rhopalocera (in Russian). Proc. 2nd Congress Russ. Zool., Anat., Histol. Moscow 1927.

— Studies upon the wing-pattern of *Pierella* and related genera of South American Satyridan butterflies. Zeitschr. Morph. u. Oekol. Tiere, 10, 1928 a.

— Pierellisation of stripes in the wing-pattern of the genus *Rhaphicera* Btl. (Lepidoptera Satyridæ). Ibid., 11, 1928 b.

— Evolution of the wing-pattern in palæarctic Satyridæ. I. Genera *Satyrus* and *Œneis*. Ibid., 13, 1929 a.

— Two schemes of the wing-pattern of butterflies. Ibid., 14, 1929 b.

— Studies upon the wing-pattern of *Catagramma* and related genera of South American Nymphalid butterflies. Trans. Zool. Soc. London XXI, 1930.

— Evolution of the wing-pattern in palæarctic Satyridæ. II. Genus *Melanargia*. Zeitschr. Morph. u. Oekol. Tiere (in press).

Seitz, A. Die Grossschmetterlinge der Erde, V. Stuttgart 1924.

Staudinger, O. & Schatz, E. Exotische Schmetterlinge, 1885—1892.

Süffert, F. Abstracts in the above indicated Kühn's paper and in Schröder's Handb. d. Entomologie, 1926.

— Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung. Biol. Zentralblatt, 47, 1927.

EXPLANATION OF FIGURES.

All the figures represent the undersides of specimens. To render the comparisons easier all the wings are made of nearly the same size, so that different magnifications have been used. The latter are, however, very slight, the majority of the figures surpassing but inconsiderably the natural size of the specimens. Some figures are not magnified at all, figs. 1—4 are the only magnified about twice.

1. KEY TO THE LETTERING.

Ciphers at the wing-margin designate numbers of border cells.

Ciphers with dashes under them designate the presence of an eye-spot in a given border cell.

+ between two indexes designates coalescence of the corresponding components.

B — Basalis.
*C*2 — Circulus of the 2nd cell.
*C*6 — Circulus of the 6th cell.
D^1 — first Discalis.
D^2 — second Discalis.
D^1a — anterior half of D^1.
D^1p — posterior half of D^1.
D^2a — anterior half of D^2.
D^2p — posterior half of D^2
$D^1 + D^2p$ — D^1 coalesced with the posterior half of D^2.
$D^1 + M^1$4 — D^1 coalesced with the 4th (discal) portion of M^1.
E^1 — first Externa.
E^2 — second Externa.
E^3 — third Externa.
$E^3$1 — portion of E^3 in the 1st cell.
$E^3$3 — „ „ „ „ „ 3rd „
$E^3$4 — „ „ „ „ „ 4th „
$E^3$5 — „ „ „ „ „ 5th „
$E^3$7 — „ „ „ „ „ 7th „
E^3 (2. 3) — portion of E^3 in the 2nd and 3rd cells.
E^3 (4. 5. 6. 7) — portion of E^3 in the 4th, 5th, 6th and 7th cells.
E^3 (7. 8) — portions of E^3 in the 7th and 8th cells.
E^3c1 — 1st External Circulus, i.e. a circle budding off from E^3 in the 1st cell.
E^3c2 — 2nd External Circulus, i.e. a circle budding off from E^3 in the 2nd cell.
E^3c3 — 3rd External Circulus, i.e. a circle budding off from E^3 in the 3rd cell.
E^3c4 — 4th External Circulus, i.e. a circle budding off from E^3 in the 4th cell.
E^3c5 — 5th External Circulus, i.e. a circle budding off from E^3 in the 5th cell.
E^3c6 — 6th External Circulus, i.e. a circle budding off from E^3 in the 6th cell.
E^3c7 — 7th External Circulus, i.e. a circle budding off from E^3 in the 7th cell.
E^3c8 — 8th External Circulus, i.e. a circle budding off from E^3 in the 8th cell.
$E^3$3 + $M^1$3 — 3rd cell-portions of E^3 and M^1 coalesced together.
$E^3 + U$ — third Externa and Umbra fused together.
I — Intervenosa.
M^1 — first Media.
M^2 — second Media.
$M^1$1 — portion of M^1 in the 1st cell.
$M^1$2 — „ „ „ „ „ 2nd „
$M^1$3 — „ „ „ „ „ 3rd „
$M^1$4 — „ „ „ „ „ 4th „
$M^1$5 — „ „ „ „ „ 5th „
$M^1$6 — „ „ „ „ „ 6th „
$M^1$7 — „ „ „ „ „ 7th „
$M^1$8 — „ „ „ „ „ 8th „
M^1 (1. 2) — portion of M^1 in the 1st and 2nd cells.
M^1 (1. 2. 3) — portion of M^1 in the 1st, 2nd and 3rd cells.
M^1 (4. 5. 6) — portion of M^1 in the 4th, 5th and 6th cells.
M^1 (5. 6) — portion of M^1 in the 5th and 6th cells.
$M^2$1 — portion of M^2 in the 1st cell.
$M^2$2 — „ „ „ „ „ 2nd „
$M^2$4 — „ „ „ „ „ 4th (discal) cell.
$M^2$7 — „ „ „ „ „ 7th cell.

$M^2 8$ — portion of M^2 in the 8th cell.
$M^2 8d$ — distal half of the portion of M^2 in the 8th cell.
$M^2 8p$ — proximal half of the portion of M^2 in the 8th cell.
M^2 (1. 2) — portion of M^2 in the 1st and 2nd cells.
$M^1 1 + M^2 1$ — 1st cell-portions of M^1 and M^2 coalesced together.
$M^1 2 + M^2 2$ — 2nd cell-portions of M^1 and M^2 coalesced together.
$M^1 7 + M^2 7$ — 7th cell-portions of M^1 and M^2 coalesced together.
$M^1 8 + M^2 8d$ — 8th cell-portion of M^1 coalesced with the distal half of the 8th cell-portion of M^2.
$M^2 4 + D^2 a$ — 4th (discal) cell-portion of M^2 coalesced with the anterior half of D^2.
OC — eye-spots.
OC1a — 1st anterior eye-spot.
OC1p — 1st posterior eye-spot.
OC2 — 2nd eye-spot.
OC5 — 5th „
OC6 — 6th „
OCm1a — 1st anterior ocellar marking.
OCm1p — 1st posterior ocellar marking.
OCm2 — 2nd ocellar marking.
OCm3 — 3rd „ „
OCm4 — 4th „ „
OCm5 — 5th „ „
U — Umbra.
U1 — Umbra in the 1st cell.
U (1. 2. 3) — Umbra in the 1st, 2nd and 3rd cells.
U (7. 8) — Umbra in the 7th and 8th cells.
V Venosa.

2. DESCRIPTION OF THE PROCESSES SHOWN IN THE PLATES.

CHAPTER I. POSITIONAL INVERSION OF COMPONENTS IN THE GENUS PREPONA (p. 294).

§ 1. EYE-SPOTS IN THEIR ABNORMAL POSITION (p. 294).

No eye-spots are present in typical *Prepona* (figs. 15, 16, 17) between E^3 [or $E^3 1$, $E^3 3$, $E^3 5$, $E^3 7$, E^3 (7. 8)] and M^1 [or $M^1 1$, $M^1 2$, M^1 (4. 5. 6), $M^1 6$, $M^1 7$, $M^1 8$], which would correspond to their position in the prototype (text-fig. 1, p. 295). In fig. 17 the eye-spots lie distally from E^3, in figs. 16 and 23 *OCm1p*, *OCm1a*, *OCm3*, *OCm4* and *OCm5* are also distal to the respective portions of E^3, which position is inverse to the prototypical.

§ 2. CHALCIOPE PATTERN (p. 299).

In fig. 1 *OC1a* is proximal to E^3, in fig. 2 its homologue *OCm1a* lies within E^3, partly interrupting it, in fig. 3 *OCm1a* is distal to E^3 though being partly merged in it, in fig. 4 *OCm1a* is totally distal to E^3. Thus *OC1a* (or *OCm1a*) passes through E^3.

§ 3. ANTIMACHE PATTERN (p. 301).

In fig. 5 all the eye-spots lie within the broadened light brown E^3, except that of the 6th cell which crosses the distal boundary of E^3. In fig. 6 the 6th eye-spot has separated from E^3, while the remaining ones have partly entered the area distal to E^3, retaining, however, the contact with the latter. In figs. 7 and 8 the said contacts are lost. In fig. 9 the eye-spots and E^3 show contact in the 1st and 2nd cells, in the anterior ones the eye-spots are very distant from E^3. In fig. 10 all the eye-spots are distant from E^3. Thus the eye-spots pass through E^3.

VOL. 11 1930

§ 4. LAERTES PATTERN (p. 304).

In fig. 11 *OCm*3, *OCm*4 and *OCm*5 adhere E^3. In fig. 13 they are distant from E^3. Figs. 12 and 16 serve connecting links between figs. 11 and 13. In fig. 11 E^3 is interrupted by *C*2, the former adhering the equator of the latter. In fig. 12 the ends of E^3 have shifted proximally from the equator of *C*2. In fig. 14 E^3 has shifted far basipetally in the 2nd cell and is ready to break off from *C*2. Thus *OCm* break off from E^2, while *C*2 (and *C*6) pass through E^3 but do not break off from it.

In figs. 16 and 23 *C*2, *C*6 and $E^3$1, $E^3$3, $E^3$4, $E^3$5 and $E^3$7 form a continuous complex stripe. Possibly E^3 in fig 15 is of the same composition. In figs. 10 and 17 E^3 most probably is not complex.

In all *Prepona* figured the eye-spots are more distal than in the prototype, while E^3 in figs. 3, 9 and 15 and especially in the 2nd cell in fig. 14 is more proximal than in the prototype, so that the above processes are evidently due to both basifugal dislocation of eye-spots and basipetal dislocation of E^3. The latter undergoes distension during the passage of the eye-spots through it and its cell-portions become convex (cf. text-fig. 2, p. 296), finger-shaped (figs. 5, 12). After having broken off from the ocellar series the "fingers" shorten (figs. 13, 23) and finally a concave shape appears in the E^3 cell portions (fig. 17).

§ 5. DISCUSSION (p. 310).

The above analysis of three patterns shows that the eye-spots series comes to lie distally from E^3 and thus the positions of the two components become inverted compared with those in the prototype. A diagram of the process is given in text-figs. 3 and 5 (pp. 311 and 314). The described phenomenon is called positional inversion of pattern components and its comparison with the previous data is given in the text.

CHAPTER II. REALISATION OF THE PROTOTYPE (text-fig. 1, p. 295) IN PREPONA AND AGRIAS (p. 314).

E^1 is seen in figs. 69, 70 and 80 thus being absent on fw.; E^2 in figs. 46 and 48; E^3 in figs. 18, 19, 33, 70 and 87. The homology of E^3 on hw. is supported by the fact that *U* is proximal to E^3 and even adheres it in figs. 17 and 23; by the greater stability of E^3 in *Prepona* compared with E^1 and E^2, that resembling many other genera and by the shaping of E^3 cell-portions also resembling other genera.

Complete *OC* series are present in figs. 50, 52, 62, 66, 70, 75–81 and 83—86. No *OC* exist on fw.; *U* is seen in figs. 19, 21, 23, 25, 26 and 38; in *Agrias* on hw. only (fig. 66).

M^1 and M^2 are well developed in figs. 18 and 19. M^1 in figs. 20, 21 and 46 in spite of being distorted shows generally a more prototypical course than in figs. 18 and 19, no said distortions are present in fig. 26. M^2 interrupted in fig. 18 is uninterrupted in figs. 40 ($M^2$2, $M^2$4) and 89. On hw. $M^2$1 is present in figs. 23, 28 and 67; $M^2$4 placed distally to D^2 is seen in fig. 27.

D^1 is present in figs. 20, 21, 22, 23, 24 and 25, being double in some of them. It is strong in figs. 69 and 94 and enters the 5th and 6th cells in figs. 30 and 69. D^2 is divided into anterior and posterior halves (figs. 20—25) which may be coalesced, however (fig. 89). In figs. 63—85 they are designated D^2a and D^2p. *B* is seen in figs. 24, 68, 69 and 70. G^1 and G^2 are not recorded, *V* are present in figs. 76—80, *I* are existing in fig. 97.

If adding to the pattern formula of *Prepona chalciope* (figs. 18, 19) which runs as follows:

$$\frac{--E^3.OC\,(----------)\,U.M^1.M^2.--D^1.D^2.-|--}{---E^3.OC\,(1.-------)\quad U.M^1.M^2.--D^1.--\;--|---}$$

the indexes of some of the above enumerated components discovered in other forms the following summarised formula of *Prepona* and *Agrias* is obtained:

$$\frac{-\,E^2.E^3.OC\,(----------)\,U.M^1.M^2.--D^1.D^2.B.|-I.}{E^1.E^2.E^3.OC\,(1.\,2.\,3.\,4.\,5.\,6.\,7)\quad U.M^1.M^2.--D^1.D^2.B.|V.-}$$

It contains 26 out of 41 components of the prototype (cf. text-fig. 1, p. 295), i.e. the realisation of the latter in the two genera is sufficiently complete. The lack of G^1 and G^2 is not important as those components are not very frequent, the absence of OC on the forewing is important but occurs in some other exotic genera too. The hypothetical protopattern (text-fig. 6, p. 321) illustrates the above formula.

CHAPTER III. MODIFICATIONS OF THE PATTERN COMPONENTS IN PREPONA (p. 321).

§ 1. THE THIRD EXTERNA (p. 322).

A. Anterior portion on the hindwing (p. 322).

In fig. 3 the portion of E^3 in the 7th cell shows normal position, in figs. 5—8 it has dislocated basipetally and tends to separate from the 6th cell-portion, in fig. 10 the separation is completed, in fig. 9 the two portions are distant. In fig. 48 E^3 (7.8) does not differ from the rest of E^3, in fig. 63 it has darkened and broadened, fig 17 exhibits a transitionary condition. In fig. 50 the total of E^3 is vanishing except $E^3 7$, in figs. 52, 60 and 62 $E^3 7$ is the only rest of E^3, in fig. 56 $E^3 7$ has vanished as a stripe but the typical outline of the adherent light marking indicates its place.

B. False eye-spots (p. 323).

In fig. 33 E^3 shows basipetal protrusions near the veins in the 3rd and 6th cells, so that in the latter a distally directed loop $E^3 c6$ has formed, while in the 7th cell almost the whole E^3 is dislocated like the said protrusions. In fig. 34 beyond $E^3 c6$ constricted at the basis there are $E^3 c3$, $E^3 c4$, $E^3 c5$ and free $E^3 c7$. Evidently E^3 shifts basipetally, while its intervenous portions are stationary and therefore form loops ($E^3 c$) which tend to break off from the maternal stripe. The process advances in general from fig. 33 to fig. 40, the separate loops develop as follows. Gradual separation of $E^3 c3$ from E^3 is seen in figs. 33, 34, 35, 41, 36 and 44 following them in the sequence given, the same of $E^3 c4$ in figs. 33, 35, 34, 36 and 39, the same of $E^3 c5$ in figs. 33, 35, 36, 42, 38 and 39, the same of $E^3 c6$ in figs. 33, 34, 35, 36 and 39, the same of $E^3 c7$ in figs. 37, 36, 35 and 34. $E^3 c8$ is very small, not connected with E^3 (figs. 37, 42, 44) and liable to elimination (figs. 40, 33—36), but its origin is obviously the same. $E^3 c2$ may be followed in figs. 33, 34, 44, 42, 41, 39, 38 and 40. It can fuse with E^3 by different ways (figs. 45, 37, 36 and figs. 35, 43). $E^3 c1$ begins in fig. 38 and is pronounced in fig. 40.

Because in fig. 33 the interspace between E^3 and the termen is narrower than that between E^3 and M^1, while the opposite is the case in fig. 39, it becomes obvious

that E^3 shifts basipetally. E^3 tends to become parallel with M^1, while the E^3c series is parallel with the termen (fig. 22). Therefore the dislocation of E^3 is the strongest in anterior cells (cf. the position of E^3 in the 7th cell in fig. 33 with that in fig. 34), while in the 3rd cell E^33 approaches M^13 (fig. 44) and coalesces with it ($E^33 + M^13$ in fig. 45). On the contrary in the 1st and 4th cells the dislocation is slight (fig. 22). Accordingly the most anterior E^3c separate first from E^3, they are followed by E^3c3, while E^3c4 and especially E^3c1 are the most backward.

Thus E^3 on fw. dislocates basipetally like E^3 on hw. The External circles (E^3c) occupy the place of the absent OC supposing the latter to undergo positional inversion as on hw. (text-fig. 3, p. 311). The E^3c series is absolutely complete (fig. 40) and its members being first reniform and dumb-bells shaped (fig. 40) become eventually oval (fig. 39). A rather close imitation of OC is the result, for which reason the name of false eye-spots is suitable for E^3c. About the distinction from genuine OC and about the factors of the above process see text, p. 327.

VOL. 11 1930

§ 2. EYE-SPOTS (p. 330).

A. Combinations (p. 330).

Complete OC series are seen in figs. 50 and 52. $OC7$ is most liable to disappear (figs. 5—10, 17, 21) from the polynome series. The most typical *Prepona* condition is the binomial series OC (—2.———6.—) present in figs. 23, 25 and 11—16, which resembles the binomial series of the other highest genera.

B. Lightening (p. 331).

$OC2$ is totally black in fig. 25, its distal margin is brown in fig. 23, its total periphery is brown in fig. 15, the brown zone has broadened in fig. 12 and almost no black remains in the eye-spots in fig. 17.

§ 3. THE UMBRA AND ITS CROSSING OVER THE FIRST MEDIA (p. 332).

U is broad in fig. 7, its "mass" condensates at the proximal margin of the component in fig. 6 and still more so in fig. 5. A further development leads to the rectilinear and narrow U in fig. 17. The interspace between U and M^1 (4. 5. 6) in fig. 17 is narrower than those between U and other M^1 portions (M^12, M^17). In fig. 63 the former interspace has narrowed, in fig. 48 it has vanished, so that U and M^1 (4. 5. 6) are in contact. Similar is the case in figs. 3 and 4 except the fact that U is interrupted in the 4th, 5th and 6th cells, which suggests the idea that U has "penetrated under M^1".

U in figs. 50 and 54 resemble those in figs. 63 and 48 resp. as to the contact with M^1 (4. 5. 6). In fig. 56 the fusion of the two is very close, in fig. 58 U has crossed over M^1 (4. 5. 6), so that the latter lies amidst the dark area of U. Evidently this is another case of positional inversion (cf. chapter I).

§ 4. MEDIÆ (p. 334).

A. Division and coalescence (p. 334).

On the fw. M^1 is continuous in fig. 18, in fig. 22 it begins to dissolve into cell-portions, in fig. 33 M^11, M^12 and M^13 are independent, in fig. 34 M^14, M^15 and M^16 are

so, in fig. 59 $M^1 1$ is very distant from $M^1 2$, which is not yet so in fig. 33. Thus the dissolution of M^1 is total.

On the hw. the separation of the 8th cell-portion of M^1 from the 7th one begins in figs. 19 and 21 and advances much in figs. 29 and 27, in the latter $M^1 8$ being nearer to $M^2 7$ than to $M^1 7$. Similar separation of $M^1 7$ from M^1 (4. 5. 6) is observed in the series figs. 26, 27, 31, 30 and 28. The separation of the three posterior portions of M^1 begins in fig. 21, advances in fig. 31, leads to the disappearance of $M^1 3$ in fig. 30 and reaches the climax in figs. 28 and 32, in the latter $M^1 2$ being more proximal than D^1. Thus all the above hw. M^1 portions become independent and all of them, except $M^1 1$, shift basipetally. Opposite is the case in the middle portions, which are stationary and closely united [M^1 (4. 5. 6) in fig. 28]. Only the 6th of them is somewhat inclined to become free (fig. 25). M^1 is shaped extremely sinuous in fig. 23.

The anterior ends of $M^1 8$ and $M^2 8$ in fig. 23 run along the costa in opposite directions. Division of $M^2 8$ gives origin to $M^2 8d$ and $M^2 8p$ (fig. 30). Because $M^2 8d$ is often present alone (figs. 15, 54, 56, 60, 62) it seems that it is more stable than $M^2 8p$.

In fig. 31 $M^1 8$ is convex, $M^2 8d$ concave. In fig. 48 they have approached one another, in fig. 28 they have coalesced and formed $M^1 8 + M^2 8d$, in fig. 17 $M^1 8 + M^2 8d$ is eye-spot-like.

B. The second Media in the discal cell of the hindwing (p. 338).

When M^2 is absent from the discal cell of hw. its place is occupied by D^2 (fig. 25).

In fig. 27 $M^2 4$ though interrupted in its anterior part is clearly distal to D^2 and in fig. 28 no indicated interruption exists. But in fig. 31 the anterior half of $M^2 4$ is proximal to the anterior D^2 spot and owing to the posterior half being distal to the posterior D^2 spot, $M^2 4$ and D^2 cross over one another forming something like an x. Nearly the same status shows fig. 30, while in fig. 32 $M^2 4$ shows no interruption near the posterior D^2 spot, which exists in fig. 30 and 31. In figs. 23 and 16 $M^2 4$ so turns round the posterior D^2 spot, that becomes partly proximal to it. In fig. 29 the anterior end of $M^2 4$ has splitted into two branches, one distal to the anterior D^2 and connected with $M^2 7$, another proximal to D^2 and connected with the hind part of $M^2 4$. Thus the fore end of $M^2 4$ may be either distal or proximal to D^2, or both conditions may exist together. Very similarly behaves the hind end. This is evidently a case of positional inversion of components (chapter I).

C. Pierellisation (p. 340).

a. *The first Media on the forewing* (p. 341).

In fig. 17 M^1 is continuous. In fig. 20 the 3rd cell-portion of M^1 has shifted basipetally and its tapering fore end is ready to separate from the 4th cell-portion of M^1. After this separation (fig. 47) M^1 is divided into two parts, M^1 (4. 5. 6) and M^1 (1. 2. 3). Nearly the same is seen in fig. 49, in which the end of $M^1 3$ is still directed to M^1 (4. 5. 6). In fig. 51 $M^1 3$ has shortened, in fig. 53 it has shifted further basipetally, so that together with $M^1 2$ it lies near the geometrical prolongation of D^1, in fig. 59 $M^1 2$, $M^1 3$ and D^1 form practically one stripe not being, however, fused with one another. That stripe is rectilinear in fig. 55 in spite of the absence of $M^1 3$. A comparison with more typical cases of pierellisation is given in the text (p. 342). M^1 (4. 5. 6) either becomes light brown (fig. 49), or becomes vanishing owing to the darkening of the surrounding areas [fig. 55 and M^1 (5. 6) in fig. 57].

p. *The second Media on the forewing* (p. 344).

In fig. 40 $M^2 4$ is distant from D^1, in fig. 38 its greater anterior part has approached D^1, while the posterior one runs along the median vein, which may be regarded as a trace of connection with $M^2 2$. In fig. 33 the indicated posterior part of $M^2 4$ has disappeared, in fig. 41 the existing part of $M^2 4$ has closely approached D^1 being far distant from $M^2 2$ and has lost its fore portion though the position of the latter is indicated by the boundary of the gray area adjacent D^1 proximally. In fig. 42 $M^2 4$ has shortened very much, in fig. 43 it has totally disappeared. In fig. 34 $M^2 4$ being rudimentary has coalesced with D^1 in the middle. Discussion and comparisons see text, p. 346.

c. *Hindwing* (p. 347).

The above basipetal dislocation of $M^1 2$, $M^1 7$ and $M^1 8$ in fig. 32 may be regarded as pierellisation. In fig. 25 the 2nd cell-portion of M^1 lies near the geometrical prolongation of D^1, thus resembling the position of $M^1 2$ on the fw. in fig. 59.

VOL. 11 1930

CHAPTER IV. DERIVATION OF PREPONA WERNERI PATTERN (p. 348).

In fig. 24 there are B, D^2, $M^2 4$, D^1, $M^2 2$ and $E^3 c$ series, which do not differ substantially from their homologues in other *Prepona*. It should be noted only that $E^3 c4$ represents yet a widely open loop and $E^3 c5$ is connected by a neck with E^3 (4. 5. 6. 7). The rectilinear shape of the latter is its distinctive character compared with other *Prepona* (figs. 44, 45). The anterior end of E^3 (2. 3) has shifted basipetally along the 4th vein and is fairly distant from $E^3 c4$ and $E3$ (4. 5. 6. 7) being, however, parallel to the latter. A similar division of E^3 on the 4th vein occurs in other *Prepona* too (fig. 44). The anterior end of E^3 (2. 3) has joined with the posterior one of M^1 (4. 5. 6), thus the two forming a complex rectilinear stripe. Its constituent parts differ, however, in structure; the middles of the bracket-like cell-portions of E^3 (2. 3) are bent down, that of the cell-portion of the 4th M^1 is bent in and forms a proximally directed denticle. In fig. 44 $E^3 3$ has closely approached to $M^1 4$ and thus the status existing in fig. 24 is maturing in fig. 44. M^1 (1. 2. 3) in fig. 24 lies near the geometrical prolongation of D^1, thus resembling closely fig. 51. This is the analysis of the three oblique parallel stripes which look so peculiar in *werneri* fw. The hw. (fig. 25) does not represent anything exceptional and has been partly referred to.

CHAPTER V. DERIVATION OF PREPONA MEANDER PATTERN (p. 353).

§ 1. BROWN AND CREAMY AREAS (p. 353).

The area distal to D^1, $M^1 3$, $M^1 2$ and $M^1 1$ on fw. and to U on hw. in figs. 49 and 50 gradually darkens if passing on to figs. 51 and 52, then to figs. 53 and 54 and then to figs. 55 and 56. Two interspaces avoid that darkening: that between E^3 and $M^1 1$ on fw. and that between $E^3 7$ and the 7th eye-spot on hw.

In fig. 50 the light creamy area which is proximal to the above brown one exhibits pronounced $M^1 1$, $M^1 2$, D^1, D^2, $M^2 8p$, $M^2 8d$, $M^1 8$, $M^1 7$ and M^1 (4. 5. 6). In fig. 54 no D^1 is present. In fig. 56 $M^1 1$ has vanished, all the remaining components in question are degenerating except the anterior D^2 dot. In fig. 62 $M^1 2$ has vanished, $M^1 7$ nearly so.

In fig. 53 $M^2 4$, anterior D^2 dot, $M^2 2$ and $M^2 1$, in fig. 49 posterior D^2 are present. In fig. 61 only anterior D^2 spot and vestigial $M^2 4$ are left, the other components being absent. Fig. 55 shows an intermediate condition.

Thus on both wings all the components tend to disappear from the creamy areas. The same do those in the dark ones: E^3 in figs. 55 and 61, eye-spots in fig. 60, M^1 (5. 6) in fig. 57, D^1, $M^1 2$ in fig. 55, $E^3 7$, M^1 (4. 5. 6) in fig. 56 are degenerating; $M^1 3$ is absent in fig. 55. The final result of the process would be dark and creamy areas deprived each nearly totally of any stripes or spots. The direction of the boundary between the areas is, however, dependent upon the disappeared components.

§ 2. UMBRO-MEDIAL COMPLEX STRIPE (p. 358).

In figs. 48 and 50 U is stripe-like. In fig. 52 scattered dark pigment appears on its proximal margin [U (1. 2. 3), U (7. 8)]. In fig. 62 U (1. 2. 3) and U (7. 8) and also the portion between them have considerably darkened and represent a dark stripe to which M^1 (4. 5. 6) adheres closely, the two components being, however, discernible. In fig. 60 the fusion of M^1 (4. 5. 6) with U is much closer and only the undistorted proximal margin of the resultant complex component in the 4th, 5th and 6th cells indicates the presence of M^1 in these cells.

Two directions of the evolutions exist in the *meander* pattern, one culminating in figs. 55 and 56, another in figs. 61 and 62.

CHAPTER VI. HINDWING PATTERN IN THE GENUS AGRIAS (p. 360).

The evolution of hw. of *Agrias* differs totally from that of fw., for which reason the two wings will be considered separately.

§ 1. SARDANAPALUS TYPE OF PATTERN (p. 360).

A. Some Prepona patterns (p. 361).

Some of the *Prepona* species are transitionary to *Agrias*. The pattern components in figs. 64 and 65 differ from those of more typical *Prepona* in their being reddish instead of black and in showing somewhat greater breadth. But their shapes and positions correspond quite to those of typical forms of the genus (cf. figs. 63, 15, 16). The separation of $M^1 1$ from the rest of M^1 due to the basifugal dislocation of the former should be noticed in fig. 65, which belongs to the commonest modifications in *Prepona* (cf. fig. 63) and does not exist in fig. 64.

B. AGRIAS ÆDON SALVINI (p. 362).

On comparing *A. salvini* (fig. 66) with fig. 65 it becomes obvious that M^1, $M^1 7$, $M^1 8$, $M^2 7$, $M^2 8 d$, $D^2 a$, $D^2 p$ and $M^1 1$ are nearly identical in both. The following differences in this area of the wing should be mentioned: D^1 (fig. 65) has divided into $D^1 a$ and $D^1 p$ in fig. 66, owing to the basipetal dislocation of the hind end of M^1 in fig. 66 it is more distant from $M^1 1$ in fig. 66 than in fig. 65, M^1 in the 5th and 6th cells in fig. 66 is not so basifugally dislocated as in fig. 65. U in fig. 66 combines the direction parallel to the termen as in figs. 64 and 65 with the narrowness as in fig. 63.

The homology of the eye-spots in fig. 66 is evident. E^2 in fig. 66 resembles that in fig. 48. E^3 of fig. 66 might be derived from $C2$ and its anterior homologues of fig. 65, but this is untenable as E^3 in *Prepona* is much more stable than C (cf. fig. 63 which resembles closely fig. 66 in the morphological composition in spite of its being of a different appearance) and as no remains of thus supposed genuine vanished E^3 have been discovered in *Agrias*. Thus E^3 in fig. 66 corresponds to that of the prototype undergone the positional inversion and situated proximally to the eye-spots (chapter I) and the *salvini* pattern derives totally from those of *Prepona*.

C. Derivation of sardanapalus pattern (p. 365).

a. *Ædon pattern* (p. 365).

Fig. 67 differs substantially from fig. 66 in its E^2, E^3, U being darker, in its $M^1 1$ lying in the geometrical prolongation of U and in the presence of $M^2 1$, $M^2 8p$ and B.

VOL. 11 1930

b. *Externæ and eye-spots* (p. 366).

E^1 is pronounced in figs. 69 and 70 though absent in the preceding *Agrias* figures. When passing from fig. 66 to figs. 67, 68 and 69 a huge increase is seen in the eye-spots, which become giant in fig. 70.

c. *Umbra and more proximal components* (p. 367).

The darkening of U in the series figs. 66—70 is very marked, D^1, D^1a, D^1p, D^2a, D^2p are heavier in figs. 68—70 than in fig. 66, B may become nearly longitudinal (fig. 68), $M^2 4$ is inverted in figs. 68—74, i.e. lies proximally to D^2a and D^2p, its posterior part becomes nearly longitudinal in figs. 68—70.

In the series figs. 66, 67 and 72 $M^2 8d$ lengthens, becomes almost longitudinal, while the fore end of $M^1 8$ advances basipetally; the two form $M^1 8 + M^2 8d$ in fig. 69. In fig. 66 $M^1 7$ and $M^2 7$ are distant, in fig. 72 and still more in fig. 73 the anterior end of $M^2 7$ approaches the basipetal protrusion of $M^1 7$, in fig. 74 the two are connected by a dark shade, in fig. 68 they have coalesced thus forming $M^1 7 + M^2 7$, in figs. 69 and 70 the latter is shaped hammer-like, the part corresponding to $M^2 7$ having become longitudinal. Thus the process in the 7th cell reproduces that in the 8th one.

In fig. 67 the 2nd cell-portion of M^1 is nearer to the median vein than in fig. 66, in figs. 68 and 70 it is parallel to that vein, in figs. 72 and 73 it fills up the basis of the 2nd cell.

d. *Dislocations in the 1st cell* (p. 370).

In fig. 67 $M^2 1$ is transverse, in fig. 71 it shows the hind part parallel to the median vein, in figs. 68 and 70 so is the total of $M^2 1$, which lies on the geometrical prolongation of M^1, in fig. 69 M^1 and $M^2 1$ have fused into one stripe.

In figs. 66 and 68 $M^1 1$ has approached U, in fig. 67 $M^1 1$ lies near the geometrical prolongation of U, in fig. 69 $M^1 1$ and U form one stripe, in fig. 70 $M^1 1$ is more distal than U.

In fig. 68 $U1$ is seen, in fig. 71 $U1$ has approximated to E^3, in fig. 70 the vestigial $U1$ is fused with E^3, in fig. 69 $U1$ has totally vanished. Thus three components dislocate basifugally: $U1$ fuses with E^3, $M^1 1$ occupies the place of $U1$, while $M^2 1$ occupies the place of $M^1 1$.

c. *Discussion* (p. 371).

The *sardanapalus* pattern (figs. 69, 70) is very polynome, only four components being absent in its formula (p. 371); all the present components are very strong except E^1 and B; the above dislocations and coalescences compared with other genera are of a quite extraordinary sort; a number of transverse components tend to become longitudinal. The pattern is most highly specialised and is central in the genus.

§ 2. AMYDON TYPE OF PATTERN (p. 373).

A. The third Externa and the Umbra (p. 373).

The narrowing of the interspace between E^3 and U is seen if passing from fig. 66 to figs. 67, 68 and 70. Fig. 75 shows a further narrowing of it, in the 6th cell E^3 and U have partly fused. In fig. 76 E^3 and U have totally fused thus forming $E^3 + U$ except in the 4th cell, where a few light scales represent the vestige of the said interspace. The presence of $E^3 + U$ is the distinctive character of the *amydon* pattern (figs. 77—82).

B. Mediæ in the 8th cell (p. 375).

In fig. 67 $M^1 8$ has approached to $M^2 7$. In fig. 75 the two are joined. In fig. 77 $M^1 8$ is almost in contact with $M^2 8d$, in fig. 76 their hind ends have fused, in figs. 79 and 80 their fusion is total and $M^1 8 + M^2 8d$ is the result.

C. The second Discalis (p. 375).

$D^2 a$ is coalesced with $M^2 4$ in figs. 73 and 74. The same tendency is seen in figs. 77 and 80. In fig. 78 about a half of $D^2 a$ has merged into $M^2 4$, thus $M^2 4 + D^2 a$ being resulted in. In fig. 79 $D^2 a$ is invisible being totally merged into $M^2 4$, in fig. 81, however, owing to $M^2 4$ and the periphery of $D^2 a$ having become yellow, the black centre of the latter is visible amidst $M^2 4$.

In fig. 66—75 $D^2 p$ is distant from D^1. In fig. 77 $D^2 p$ has approached to D^1. In figs. 79, 78 and 76 the two have fused into $D^1 + D^2 p$, in fig. 80 the latter is shaped bifurcate owing to the lengthening of $D^2 p$. In fig. 81 the margins of the fused D^1 and $D^2 p$ are yellow.

D. Other components and discussion (p. 376).

E^1 is seen in fig. 80, E^2 is broader and may be more proximal (fig. 76) than in the *sardanapalus* type (fig. 75) except its hind end which becomes terminal (fig. 80). The eye-spots have also displaced basipetally (cf. fig. 76 with fig. 75) and increase in the transverse direction, that resulting in their partial (fig. 80) and total (fig. 79) fusion. M^1 acquires a tongue-like form (figs. 77, 79) owing to the approximation of its 2nd cell-portion to the median vein (like *sardanapalus*, figs. 69, 72), the basipetal dislocation of its 5th and 6th cell-portions and the basifugal dislocation of the 4th one. $M^1 1$ in fig. 77 resembles that in fig. 66, in fig. 79 it (lower line of $M^1 1 + M^2 1$) reaches the level of $E^3 + U$, in fig. 78 it advances a bit further. In fig. 81 its distal end is connected with the distally bent posterior end of the 2nd cell-portion of M^1, thus the

above homology being supported. $M^1 1$ has become longitudinal, its proximal end is most likely fused with $M^2 1$, the two forming $M^1 1 + M^2 1$.

V in figs. 76—81 represent a distinctive character of the *amydon* type being absent in *sardanapalus* (figs. 69, 70).

With regard to the above coalescence the *amydon* pattern is more advanced than *sardanapalus*. The "super-complex" stripe $(M^1 1 + M^2 1) + (M^2 4 + D^2 a) + M^2 7 + + (M^1 8 + M^2 8d)$ represented at its best in fig. 79 is remarkable. But no $M^1 7 + M^2 7$ is present in *amydon*, which is so typical of *sardanapalus*. The components are all black in typical *amydon* patterns, while brownish black (E^1, E^2, E^3, U) and yellowish brown (distal margin of M^1) are present in figs. 69 and 70. Nigrism (broadening of components) is still more pronounced in *amydon* than in *sardanapalus*.

§ 3. HEWITSONIUS TYPE OF PATTERN (p. 380).

Fig. 81 differs from fig. 78 in its components lying in the proximal area of the wing, which have become totally or partly yellow. Fig. 82 shows an intermediate condition, its $M^1 8 + M^2 8d$ being yellow and $M^2 7$ remaining black, while in fig. 81 both of them are yellow.

In figs. 83 E^2, $E^3 + U$ and M^1 have dissolved into series of spots. The basal area shows a red ground color. Some components which are in contact with that red seem to be severed by it ($M^2 4$, $D^2 a$). In fig. 84 $M^1 8 + M^2 8d$, $M^2 8p$, $M^2 4$, $M^1 1 + M^2 1$ are absent, $M^2 7$ and the second cell-portion of M^1 are vestigial. All the enumerated components are placed in the yellow basal area, the latter being wider than the red one in fig. 83. In fig. 85 M^1 portions have vanished from the 2nd and 3rd cells and are vestigial in the rest, D^1 has disappeared except a very faint vestige in the 6th cell, $D^2 a$ and $D^2 p$ have become yellow of a little darker shade than the surrounding yellow area, the latter being still wider than in fig. 84 and attaining $E^3 + U$. In fig. 86 all the components have disappeared from the yellow area, $E^3 + U$ being the most proximal of the existing ones. The gradual elimination of components is evidently concomitant with the increase of the yellow (or red) area.

A diagrammatical representation of the above evolution of pattern on *Agrias* hw. is given in the text-fig. 8 (p. 385).

CHAPTER VII. FOREWING PATTERN IN AGRIAS (p. 386).

Fig. 89 (*Prepona*) looks very prototypical. In fig. 90 (*Prepona*) M^1 has fused with E^3, $M^2 4$ has broken off from $M^2 2$. We pass on to *Agrias*, which derives from *Prepona*. In fig. 91 only the anterior part of E^3 is present, in fig. 87 also the posterior one (red) is existing, in fig. 88 even $E^3 c$ are forming, $E^3 c2$ being similar to $E^3 c2$ of fig. 42 and still more to $E^3 c4$ of fig. 24. In fig. 91 the fore part of the first Media (M^1) is black, two posterior portions ($M^1 3$, $M^1 2$) are red. In fig. 93 red $M^1 1$ is present, in fig. 92 $M^1 3$ is connected with black M^1. Generally the first Media of *Agrias* resembles that of *Prepona* (fig. 90). D^1 is red with black on the veins in fig. 91, in figs. 93 and 94 it is broadened. $M^2 4$ is distant from discal veins in fig. 87, it has approached to D^1 in fig. 91, the two have formed $D^1 + M^2 4$ in fig. 92, no trace of $M^2 4$ exists in figs. 93 and 94, the process being similar to that in *Prepona* (chapter III, § 4, b). $M^2 2$ and $M^2 1$ are present in fig. 93, $M^1 2 + M^2 2$ is forming in fig. 94 resembling $M^1 8 + M^2 8d$ in fig. 28. D^2 is black in fig. 87, its periphery is red in fig. 92, the increase of red is seen in figs. 93, 94. The process resembles $D^2 a$ and $D^2 p$ growing yellow in fig. 81.

VOL. 11 1930

The approximation of E^2 and M^1 to each other is observed in figs. 92, 91, 93 and 94 comparing them in the sequence given. In the series of figs. 97, 95 and 98 I lying between E^3 and M^1 broaden and fill up the interspace while E^3 and M^1 degenerate. D^1 is faint in fig. 95 and absent in fig. 96, D^2 is absent in fig. 98. A melanisation starting from the basi-dorsal corner (fig. 95) advances much in figs. 96, 97 and 98.

A shadow-like area posterior to E^3 in fig. 91 is narrow in fig. 92 and broad in fig. 95. Its partial origin from U is possible. The dark apical area (figs. 93—96) is likely dependent upon E^2.

CHAPTER VIII. GENERAL DISCUSSION (see text, p. 391).

3. LIST OF THE SPECIMENS FIGURED.

The absence of a special indication after the name of a given specimen means that it belongs to the British Museum (Natural History), London. Several specimens belong to the Tring Museum, England, the Hill-Museum, England, the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, the Fournier Museum, Paris and the Zoological Museum, Berlin. The names of the said Museums are given in brackets after the names of corresponding specimens.

PLATE I.

Prepona.

Fig. 1. *Prepona chalciope* Hbn.
Fig. 2. *P. chalciope* Hbn.
Fig. 3. *P. chalciope* Hbn. The same specimen is represented in figs. 18 and 19.
Fig. 4. *P. chalciope* Hbn. (Tring Museum specimen.)
Fig. 5. *P. antimache gulina* Fruhst. (Tring Museum specimen).
Fig. 6. *P. antimache andicola* Fruhst. (Hill Museum specimen.)
Fig. 7. *P. antimache amazonica.*
Fig. 8. *P. antimache antimache* Hbn (Tring Museum specimen.)
Fig. 9. *P. catachlora* Stgr.
Fig. 10. *P. antimache gulina* Fruhst. (Tring Museum specimen.)
Fig. 11. *P. gnorima* Bates.
Fig. 12. } *P. laërtes* Hbn.
Fig. 13. }
Fig. 14. *P. neoterpe* Hbn.
Fig. 15. *P. deiphile* Godt.
Fig. 16. *P. miranda* (Paris Museum National specimen.)
Fig. 17. *P. lycomedes* Cr.
Fig. 18. } *P. chalciope* Hbn. The hindwing of this specimen is represented in fig. 3.
Fig. 19. }
Fig. 20. *P. brooksiana* Godm. (Type specimen No. 10387 of the British Museum.)
Fig. 21. *P. amphithoë* Godt.

PLATE II.

Prepona.

Fig. 22. } *P. pylene* Hew.
Fig. 23. }
Fig. 24. } *P. werneri Hering.* (Type specimen of the Berlin Museum.)
Fig. 25. }
Fig. 26. *P. demophon* L.
Fig. 27. *P. demodice* Godart.
Fig. 28. *P. lycomedes* Cr.
Fig. 29. *P. gnorima* Bates.
Fig. 30. *P. laërtes* Hbn. (Hill Museum specimen.)
Fig. 31. *P. gnorima* Bates. (Hill Museum specimen.)

Fig. 32. *P. dexamenus* Hopff.
Fig. 33. *P. gnorima* Bates. (Paris Museum National specimen.)
Fig. 34. *P. gnorima* Bates. (Type specimen No. 10400 of the British Museum.)
Fig. 35. } *P. laërtes* Hbn.
Fig. 36. }
Fig. 37. }
Fig. 38. *P. bahiana* Fruhst.
Fig. 39. *P. gnorima* Bates.
Fig. 40. *P. laërtes* Hbn.
Fig. 41. *P. gnorima* Bates.
Fig. 42. *P. demodice* Godart.
Fig. 43. *P. laërtes* Hbn.
Fig. 44. *P. demodice* Godart.
Fig. 45. *P. laërtes* Hbn.
Fig. 46. *P. deiphile* Godt.
Fig. 47. } *P. lycomedes* Cr.
Fig. 48. }

PLATE III.

Prepona and Agrias.

Fig. 49. } *P. amphimachus* F.
Fig. 50. }
Fig. 51. }
Fig. 52. }
Fig. 53. } *P. meander* Cr.
Fig. 54. }
Fig. 55. }
Fig. 56. }
Fig. 57. } *P. amphimachus* F.
Fig. 58. }
Fig. 59. }
Fig. 60. }
Fig. 61. } *P. meander melas.* (Paris Museum National specimen.)
Fig. 62. }
Fig. 63. *P. lycomedes* Cr.
Fig. 64. *P. buckleyana* Hew. The forewing of this specimen is represented in fig. 89.
Fig. 65. *P. præneste* Hew.
Fig. 66. *Agrias ædon salvini* Fruhst. The forewing of this specimen is represented in fig. 91.
Fig. 67. *A. ædon* Hew. The forewing of this specimen is represented in fig. 92.
Fig. 68. *A. claudia intermedia* Fassl. (Fournier Museum specimen.)
Fig. 69. *A. lugens* Stgr. The forewing of this specimen is represented in fig. 93.
Fig. 70. *A. claudia sardanapalus* Bates. (Tring Museum specimen.)
Fig. 71. *A. claudia* Schulz. (Fournier Museum specimen.)
Fig. 72. *A. claudia* Schulz.
Fig. 73. *A. claudia* Schulz. (Tring Museum specimen.)
Fig. 74. *A. claudia* Schulz.

PLATE IV.

Agrias and Prepona.

Fig. 75. *A. claudia sahlkei* Honr. (Fournier Museum specimen.)
Fig. 76. *A. phalcidion connectens* Lathy. (Fournier Museum specimen.)
Fig. 77. *A. amydon* Hew. The forewing of this specimen is represented in fig. 95.
Fig. 78. *A. phalcidion* Hew. The forewing of this specimen is represented in fig. 98.
Fig. 79. *A. zenodon* Hew. The forewing of this specimen is represented in fig. 96.
Fig. 80. *A. amydon muzoensis* Fruhst.
Fig. 81. *A. excelsior flavibasalis.* (Fournier Museum specimen.)
Fig. 82. *A. fournieri* Fassl. (Fournier Museum specimen.)
Fig. 83. *A. beata* Stgr.
Fig. 84. *A. michaeli* Stgr.
Fig. 85. *A. hewitsonius* Bates.
Fig. 86. *A. hewitsonius* Bates. The forewing of this specimen is represented in fig. 97.
Fig. 87. } *Agrias narcissus* Stgr. (Fournier Museum specimens.)
Fig. 88. }
Fig. 89. *Prepona buckleyana* Hew. The hindwing of this specimen is represented in fig. 64.

VOL. 11 1930

Fig. 90. *Prepona præneste* Hew.

Fig. 91. *Agrias ædon salvini* Fruhst. The hindwing of this specimen is represented in fig. 66.

Fig. 92. *A. ædon* Hew. The hindwing of this specimen is represented in fig. 67.

Fig. 93. *A. lugens* Stgr. The hindwing of this specimen is represented in fig. 69.

Fig. 94. *A. claudia sardanapalus* Bates.

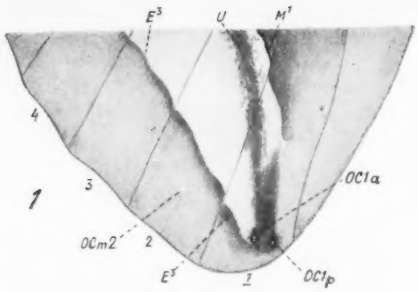
Fig. 95. *A. amydon* Hew. The hindwing of this specimen is represented in fig. 77.

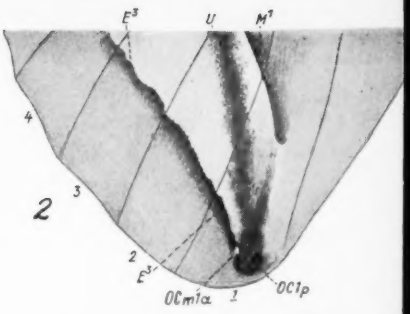
Fig. 96. *A. zenodon* Hew. The hindwing of this specimen is represented in fig. 79.

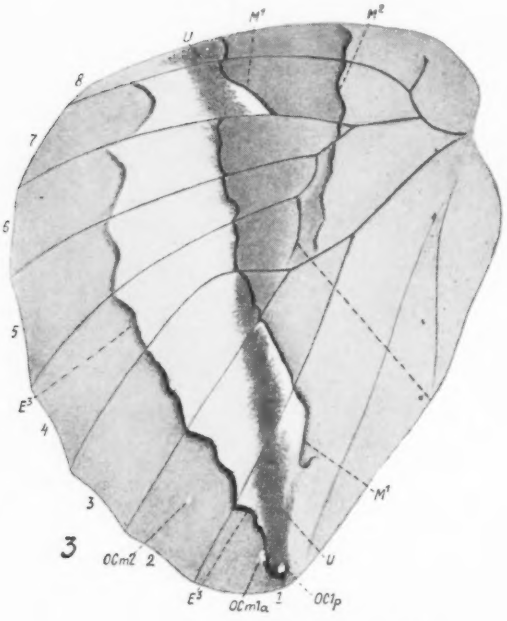
Fig. 97. *A. hewitsonius* Bates. The hindwing of this specimen is represented in fig. 86.

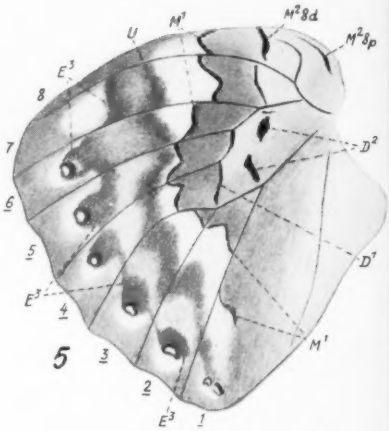
Fig. 98. *A. phalcidion* Hew. The forewing of this specimen is represented in fig. 78.

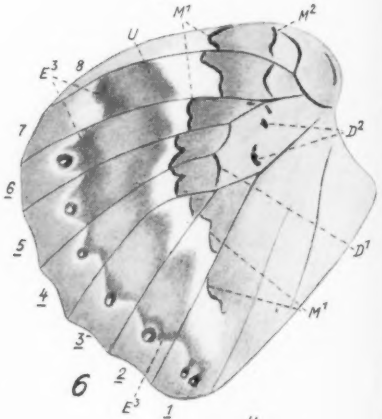
VOL.
11
1930

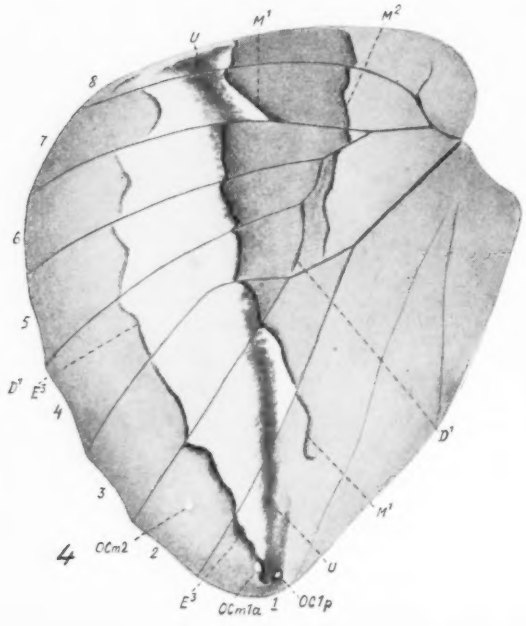

E3
U
M1
4
3
OC1a
1
OCm2
2
E3
1
OC1p

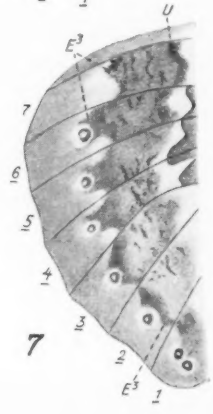

E3
U
M1
4
3
2
E3
OCm1a
1
OC1p


M1
M2
U
8
7
6
5
E3
4
3
M1
U
OCm2
2
E3
OCm1a
1
OC1p

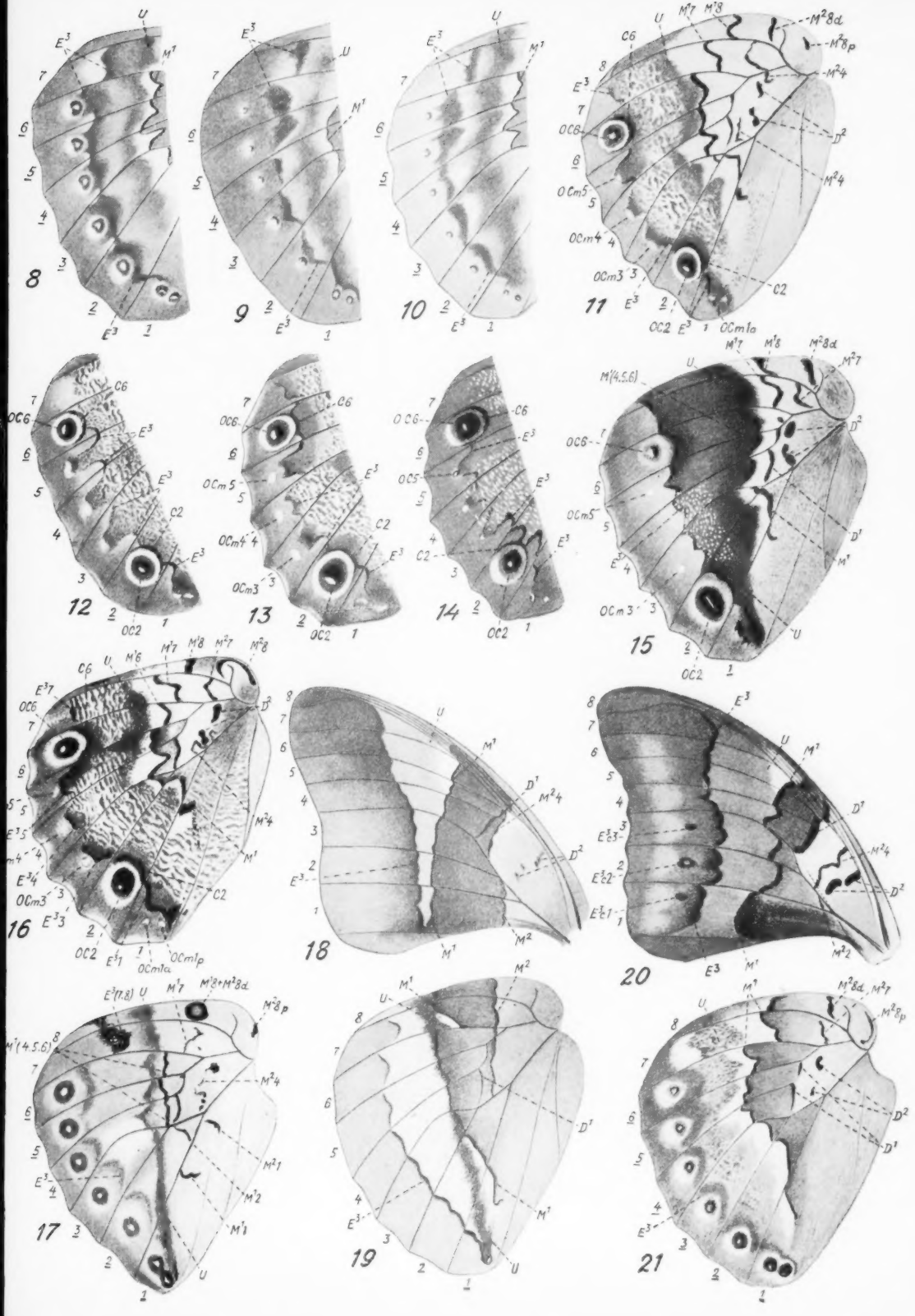

U
M1
M2 8a
M2 8p
E3
8
7
D2
6
5
D1
E3
4
M1
3
2
E3
1

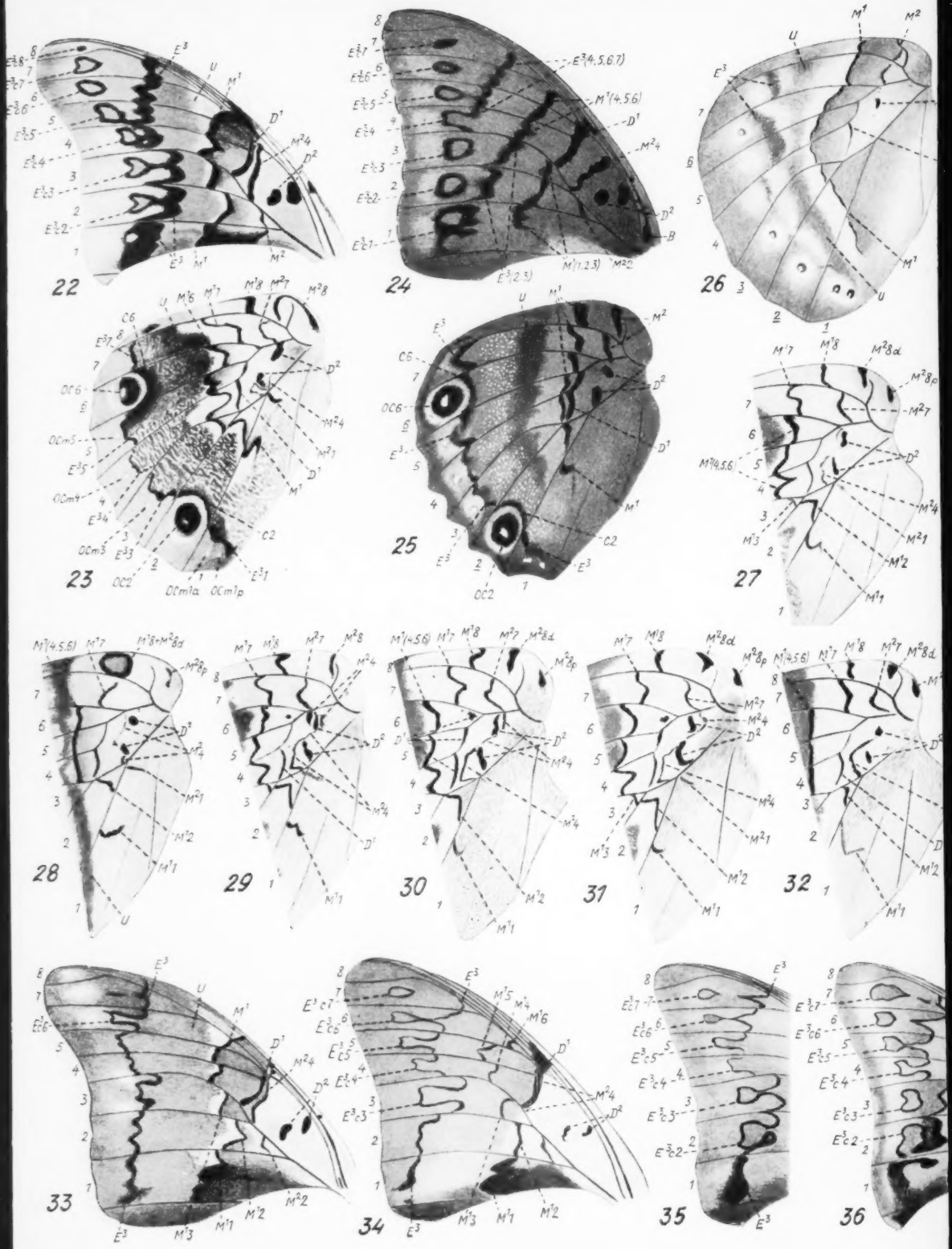

M1
M2
U
E3
8
7
D2
6
5
D1
4
M1
3
2
E3
1


U
M1
M2
8
7
6
5
D1
E3
4
D1
3
M1
OCm2
2
U
E3
OCm1a
1
OC1p

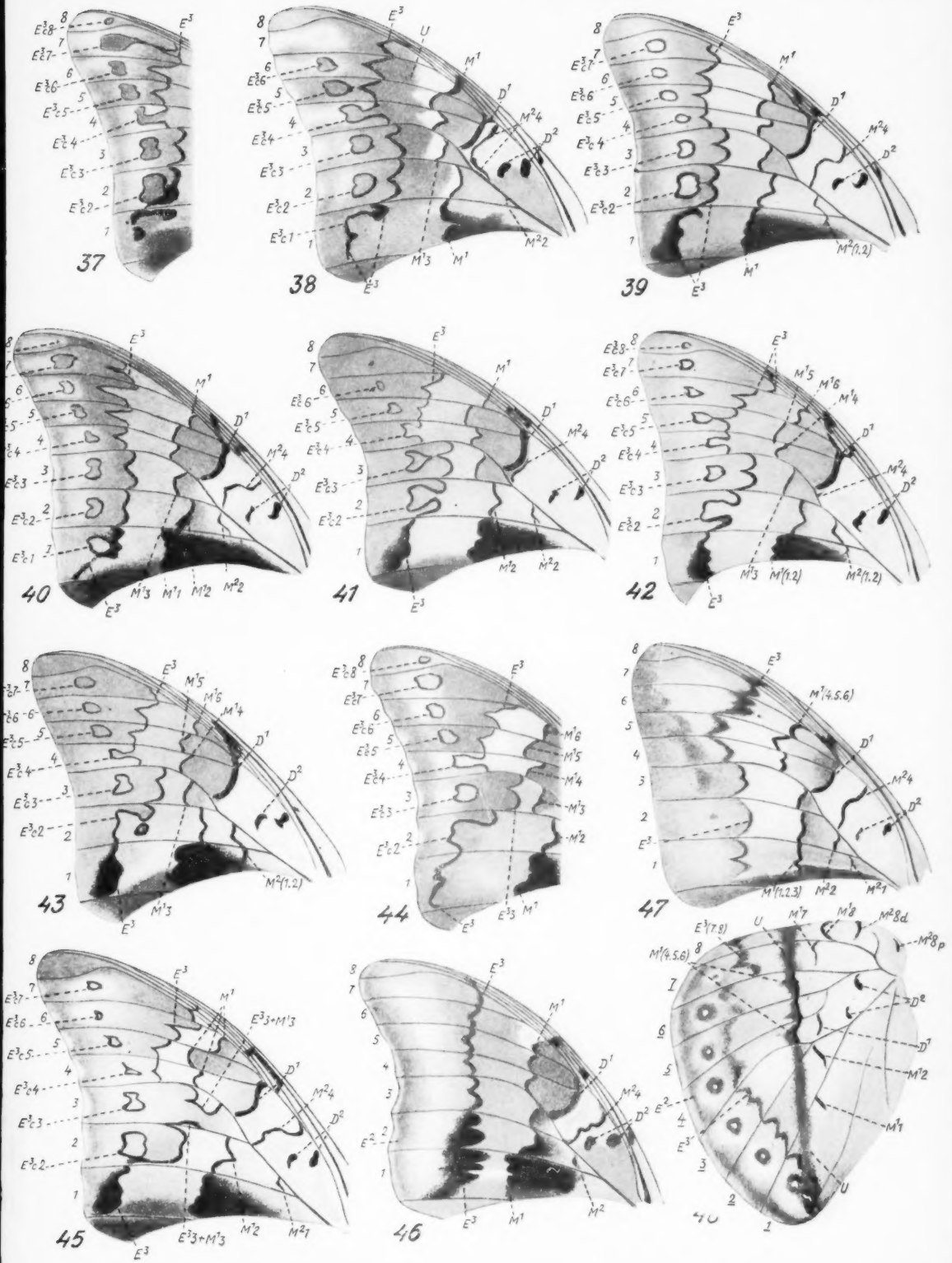

U
E3
7
6
5
4
3
2
E3
1

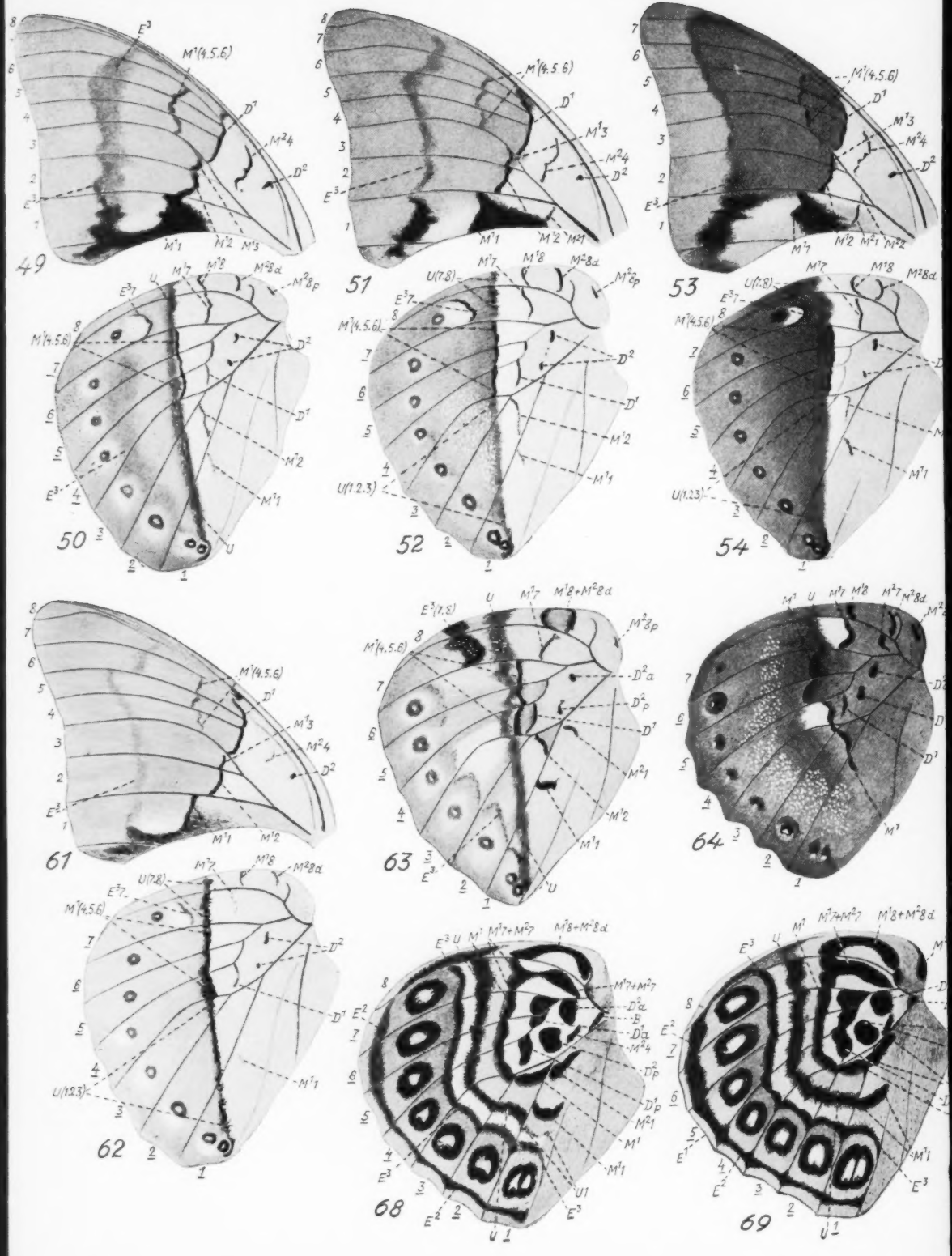
VOL.
11
1930



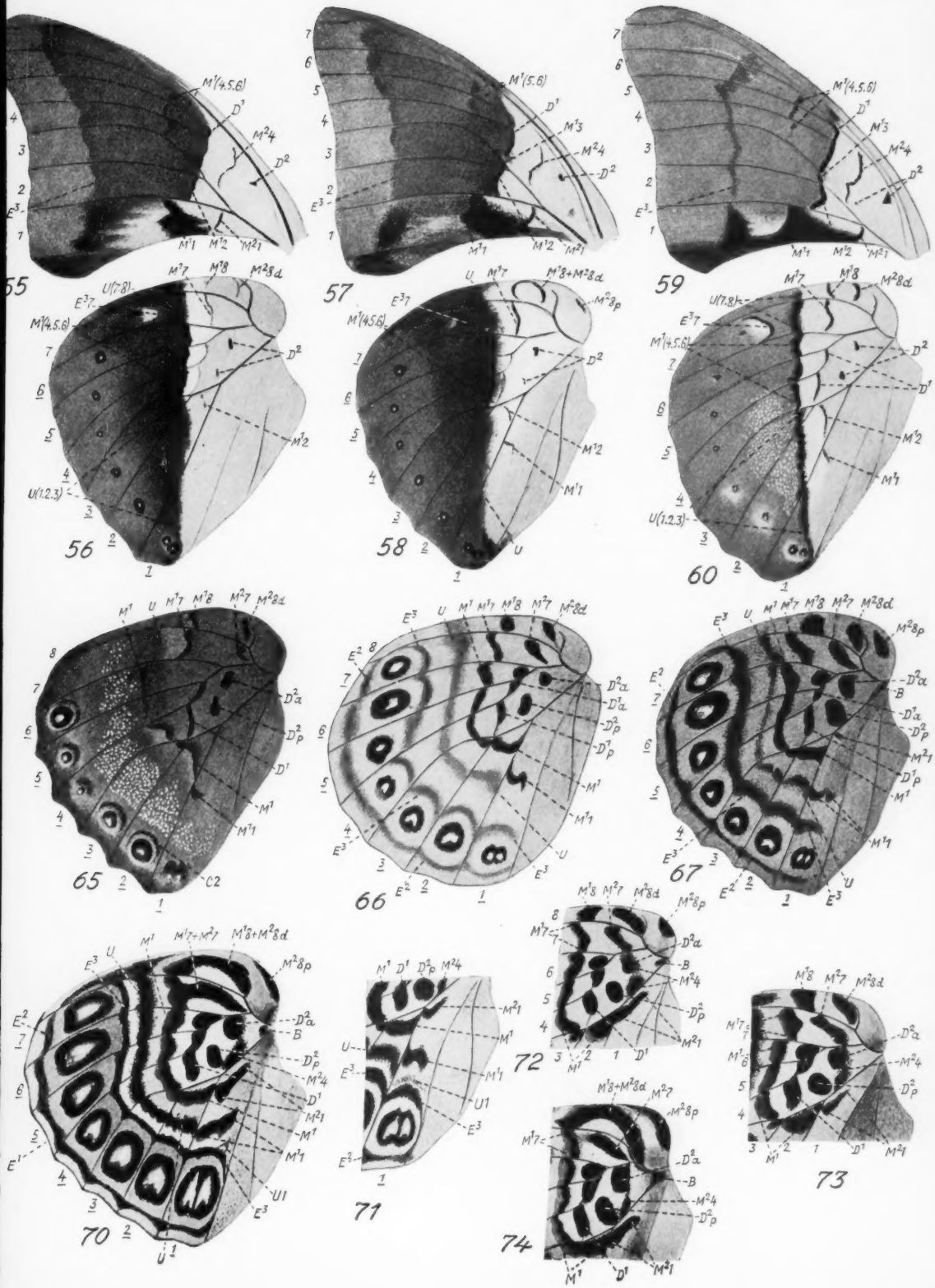

22
24
26
23
25
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36

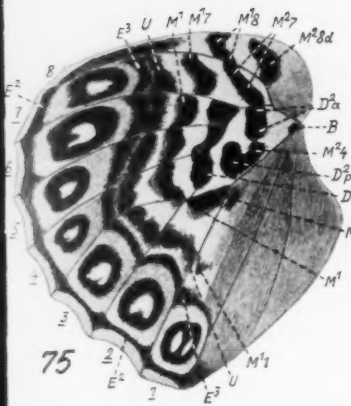
VOL.
11
1930



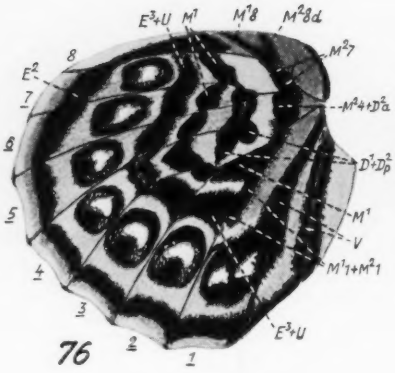

49
50
51
52
53
54
61
62
63
64
68
69

VOL.
11
1930

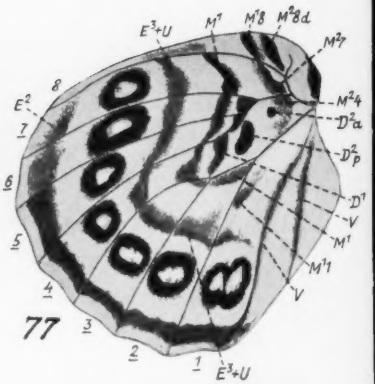




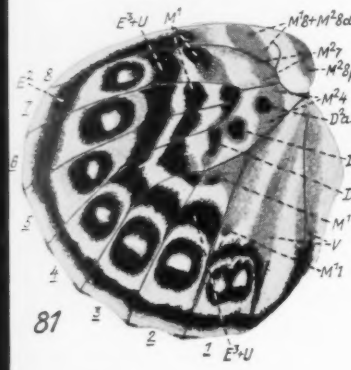
75



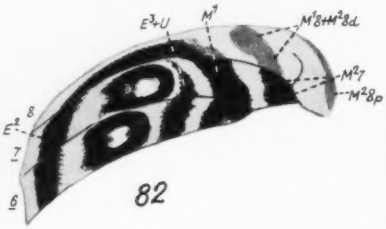
76



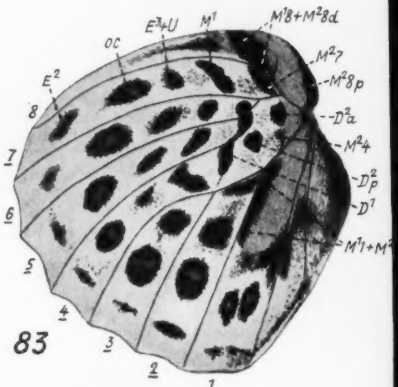
77



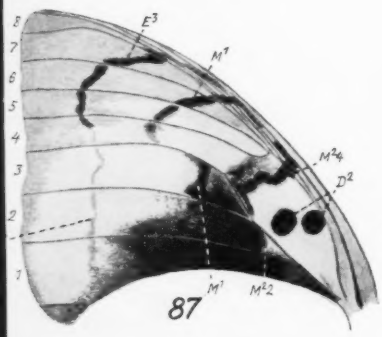
81



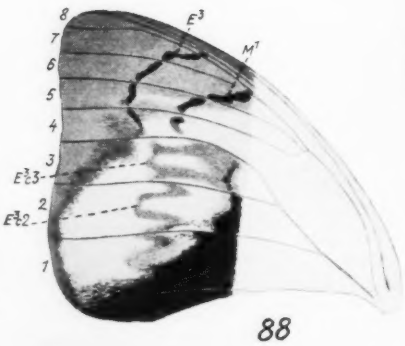
82



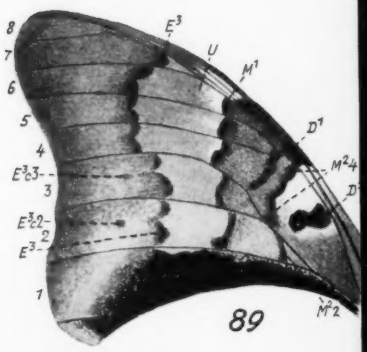
83



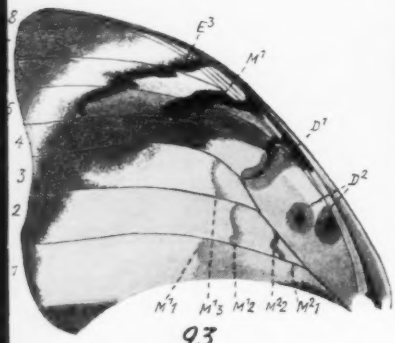
87



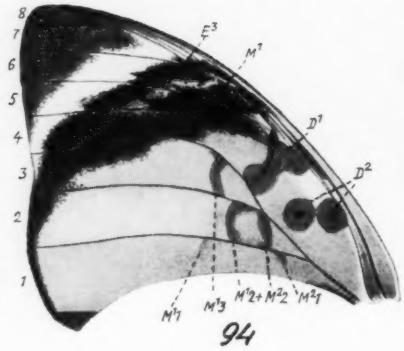
88



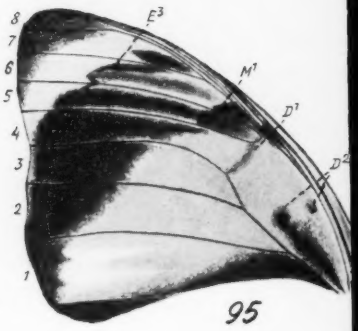
89



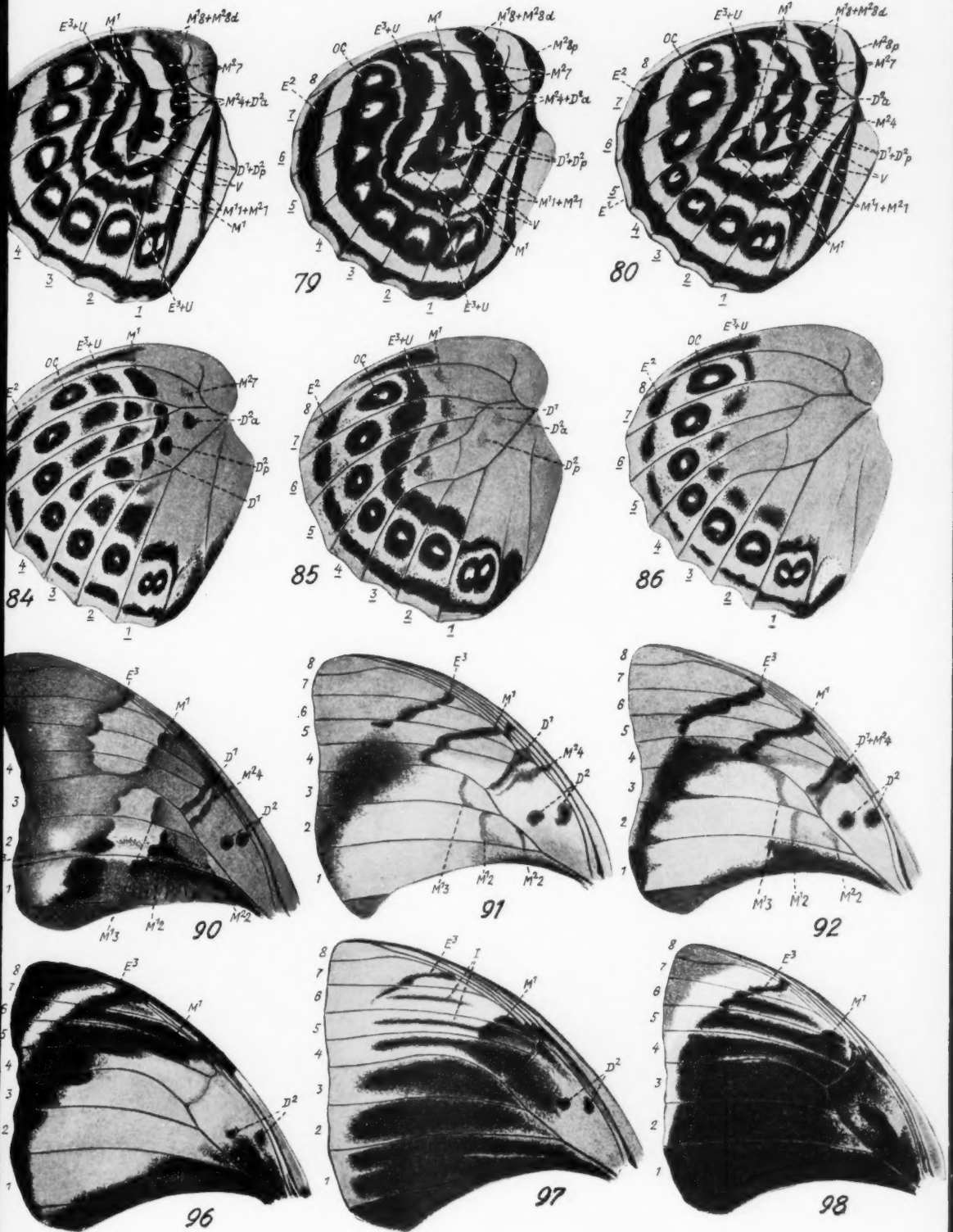
93



94



95



VOL. 11 1930

VOL
11
19

VOL.
11
1930

THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM OF CHAMELEON VULGARIS

BY

WILLIAM MATHIAS SHANKLIN

Departments of Anatomy of American University of Beirut, University of Chicago and Yale University.

Thirty-five figures.

CONTENTS:

Introduction 426
Materials 426
Nuclear masses 426
Fibre Tracts 450
Discussion 477
Summary 482
List of abbreviations 484
Literature cited 487

ABSTRACT.

An analysis of the brain of Chameleon has given evidence of a number of modifications in the general plan of the reptilian nervous system. The telencephalon shows a reduced olfactory mechanism and suggests the presence of the true motor cortex. The ventral peduncle of the lateral forebrain bundle is unusually large with the majority of its fibres terminating in two new nuclear masses in the hypothalamus, the nucleus entopeduncularis, and a few in the nucleus ruber. A high degree of effective response to optic stimuli is indicated by the extensive correlation between the optic tectum and the nuclear masses of the midbrain and the diencephalon. The wide range of eye movements is probably correlated with the development of the basal optic root ganglion and its numerous secondary connections and the elaborate relationship of the geniculate complex. The usually highly developed tecto-bulbar system is partly replaced by a large tegmento-bulbar system that relays the tectal impulses caudally. An interesting mesencephalic nucleus is a large nucleus profundus mesencephali that receives a great variety of impulses and appears to be an important correlation center. Ascending visceral mechanisms were described bringing the hypothalamus into relationship with the lower centers. The great excursion of the tongue is associated with a

highly differentiated hypoglossal nucleus. Components of the medial lemniscus from the spinal cord and the medulla to the vicinity of the thalamus were demonstrated.

INTRODUCTION.

The object of this study is to describe the nuclei and the fibre tracts of the Chameleon brain. Three of the Chameleon's most striking characteristics are: its ability to change to a variety of colors, brick red, brown, greens of all shades, yellow and white; independent control of the eyes so that one eye may be directed straight forward and the other backward; ability to catch insects five or six inches away by an outward thrust of the tongue. A description of this animal is given in DITMAR's Reptile Book (1926).

While in Amsterdam during the summer of 1926 I suggested the Chameleon to Dr. KAPPERS as a possible study and with his enthusiastic approval have undertaken this analysis. The author wishes to express his appreciation to Dr. H. S. BURR, of the Department of Anatomy of Yale University, and to Dr. C. J. HERRICK, of the University of Chicago, for their suggestions and advice during the carrying out of this investigation.

MATERIALS.

The animals chosen were adults measuring from 12 to 18 cm. The preparations for cell study consisted of five transverse sets stained with hematoxylin and eosin and two sets by the NISSL method, one in the transverse and the other in the sagittal plane. Three series were stained by the PAL-WEIGERT method and counterstained with carmine after the method of ANDERSON ('26). Two of these were cut in the transverse and one in the sagittal plane. Other series were stained by the PAL-WEIGERT method without counterstaining. These consist of two sets in the transverse and one in the sagittal.

NUCLEAR MASSES.

The olfactory bulb has the characteristics of a microsmatic bulb rather than those of the macrosmatic type found in previously described reptiles. For the characteristics of a typical bulb refer to LOEWENTHAL ('94), or CROSBY ('17, Alligator). GISI ('07, fig. 5) has figured the olfactory bulb and external form of the Chameleon brain. Externally the bulbs are small, paired threadlike structures that enter the medial surface of the hemispheres near the rostral end. Some of the striking things noted in transverse sections are the lack of an olfactory ventricle and very little differentiation of the cells which appear to be more like granular cells. When compared with the

work of HUBER and CROSBY ('26, figs. 1 to 3) it is evident this bulb is more microsmatic than the paired bulbs of the duck, the chicken, the dove, or the parakeet. The sparrow bulb is unpaired but even it has more cellular differentiation than the Chameleon bulb. The fibres of the bulb are unmyelinated and without silver impregnations I am unable to analyze them.

The centers of the ventro-median wall such as the nucleus septomedialis (fig. 2), the nucleus septo-lateralis (figs. 2, 3), and the nucleus of the diagonal band of BROCA (fig. 2) are similar to those found in other reptiles, CROSBY ('17, Alligator), CAIRNEY ('26, Sphenodon). Although there is a fair sized anterior commissure it does not have an accompanying nucleus as found in previously described reptiles. Both a nucleus of the anterior pallial commissure (fig. 3), and a nucleus of the posterior pallial commissure (figs. 4, 15, 16) were found similar to those found by CAIRNEY ('26, Sphenodon).

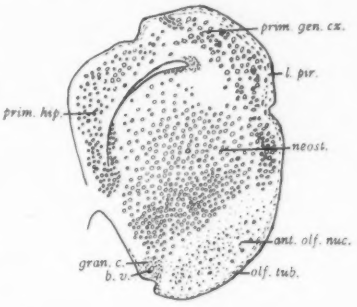


Fig. 1. This and the succeeding drawings up to and including fig. 12 are all in the transverse plane, and stained with hematoxylin and eosin. All of these are from the same animal and 20 μ thick. All drawings were outlined with a Spencer projection apparatus. This figure shows the entrance of the olfactory bulb and the rostral part of the hemispheres. × 20.

Following KAPPERS ('21), I am using the terms paleostriatum, neostriatum, and archistriatum, for I consider that these terms indicate the phylogenetic significance of these areas.

Paleostriatum (figs. 2, 3, 13, 29, 33, 34). This area includes the ventro-lateral small celled area, the ventro-lateral large celled area, and the intermedio-lateral area. The paleostriatum is not sharply limited from the nucleus olfactorius anterior rostrally, medially it is in contact with fibres to the medial forebrain bundle and dorso-medially it is in contact with the nucleus accumbens from which it is easily differentiated. Dorsally it is separated from the neostriatum and archistriatum by a cell free zone. Laterally it is bounded by the olfactory tubercle and the pyriform cortex.

Ventro-lateral small celled area (caudate nucleus, JOHNSTON, '15). This nucleus (fig. 2) is essentially the same as described by CROSBY ('17). This extension of cells around the inferior part of the ventricle is known as the nucleus accumbens and was considered by JOHNSTON ('13) as part of the septal nuclei, whereas CROSBY ('17) considered it a part of the striatal complex. This area is interspersed with large bundles of striatal fibres and it is the homologue of the internal capsule. The cells of this area are not sharply limited from the ventro-lateral large celled area caudally but the area is separated dorsally from the intermedio-lateral area by a cell free zone.

Ventro-lateral large celled area (nucleus lentiformis, JOHNSTON, '15). This area is not found in the more rostral sections but appears at the level

of the optic chiasm (fig. 3) and intervenes between the ventro-lateral small celled area and the intermedio-lateral area. The cells of this area are very similar to those of the medial part of the neostriatum to be described later.

Intermedio-lateral area (fig. 3). Rostrally the ventro-lateral and dorso-lateral areas are only separated by a cell free zone but more caudally these areas are separated by a zone of small round cells. This area was described by CROSBY ('17) as the intermedio-lateral area and was included as a part of the dorso-lateral area. In my specimen the area appears to be more closely related to the areas below it, hence I am considering it a part of the paleostriatum.

Neostriatum (figs. 1, 2, 13, 29, 33). The areas designated as neostriatum and archistriatum have been given various names; JOHNSTON ('15, Turtle) called these areas the dorsal ventricular ridge, CROSBY ('17, Alligator) used the term dorso-lateral area, ELLIOT SMITH in 1919 called them the hypopallium. In 1920 DART subdivided the area into a hypopallium anterius and a hypopallium posterius; these subdivisions were recognized by HINES ('23) and CAIRNEY ('26), in Sphenodon. The above subdivision of the hypopallium into anterior and posterior parts was based on the fact that rostrally there is a cortex-like arrangement of the cells but caudally it becomes fragmented. This area was subdivided by KAPPERS ('21) into neostriatum and archistriatum because he found a sulcus separating the two areas. For a discussion of this area one can refer to the above authors.

The neostriatum is bounded above by a thin layer of subventricular cells, dorso-laterally it is in close contact with the infolded primordium of the general cortex which is more evident rostrally. Below it is bounded rostrally by the anterior olfactory nucleus (fig. 1), its middle part is separated from the ventro-lateral small celled area by a cell free zone (fig. 2), and its caudal part is also separated from the intermedio-lateral area by a cell free zone. Medially it forms a large bulge nearly filling the ventricle. No sulcus is found separating the neostriatum from the archistriatum, nor is there any cortex-like arrangement and fragmentation as previously described in some reptiles. However there is a striking change in the character of the cells, and the deeply stained intercellular substance of the neostriatum is replaced by the very light intercellular substance of the archistriatum. The neostriatum receives large bundles of fibres from the thalamus (fig. 33) and is somatic whereas none of these fibres go to the archistriatum.

Most of the neostriatum is contained in the pars lateralis which is somatic in function, however the pars medialis contains cells that are much larger, round, lighter stained, and tend to be arranged in groups of three to six cells. This medial area does not receive any of the lateral forebrain fibres. The cells of this area are so much like those of the ventro-lateral large celled area it would make one suspect they are part of the same nucleus.

VOL. 11 1930

This area is not limited to the medial part of the neostriatum but extends along the more medial part of the archistriatum and would lead one to conclude it is really not a part of the neostriatum nor archistriatum. No fibres could be traced to or from the pars medialis of the neostriatum.

Archistriatum (figs. 3 to 6, 14 to 18, 29, 33, 34). The hypopallium posterior of DART ('20), HINES ('23), and CAIRNEY ('26). The caudal part of the dorso-lateral area contains cells that are different from those of the anterior part of the neostriatum and instead of being associated with somatic impulses this area is chiefly olfactory. The pars medialis of the archistriatum is continuous with that of the neostriatum and as previously suggested they may belong together as a separate cell area. Dorso-laterally the archistriatum is in close relation to the pyriform cortex which is further evidence of its olfactory nature.

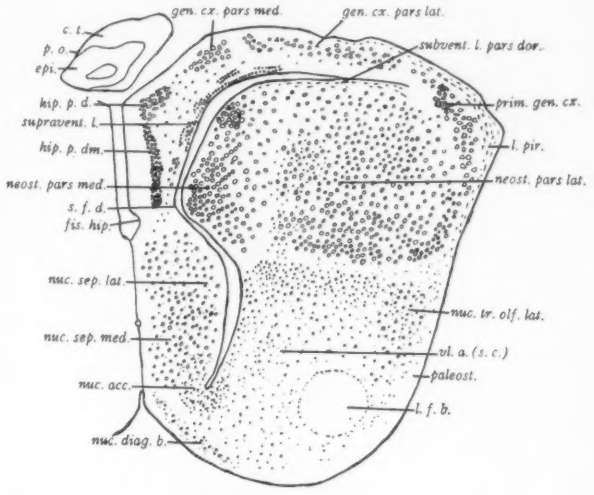


Fig. 2. A section showing the cortex, olfactory centers, and the neostriatum. × 20.

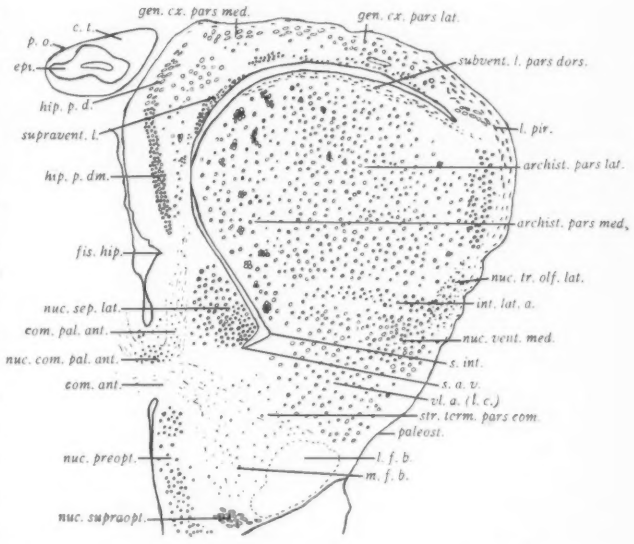


Fig. 3. A section demonstrating the anterior and the anterior pallial commissures, the preoptic nucleus and the archistriatum. × 20.

Subventricular cells. These cells do not appear to be similar to any previously described. One area of these cells, not figured, is found along the lateral edge of the ventricle adjacent to the pars medialis of the neostriatum. These cells are very compact, large and round. Another area is under the lateral extension of the ventricle (figs. 2 to 4). These latter cells are flat with their long axis parallel

to the ventricle and are very much like the cells of the pyriform cortex with which they are in continuity in some places.

In addition to the striatal components of the basal wall there are others having mostly an olfactory function. One of these nuclei is the anterior olfactory nucleus (fig. 1) which is found in its usual place at the rostral end of the hemisphere. Nothing will be added to the many previous descriptions of this nucleus. KAPPERS ('21, page 1014) calls attention to the large tuberculum olfactorium of the Chameleon. Another nucleus which is considered striatal by some authors is the nucleus accumbens (fig. 2) which has been frequently described. The interstitial nucleus is a broad band of cells having a linear arrangement, extending from the dorso-caudal part of the nucleus preopticus laterally over the lateral forebrain bundle and spread out among the cells of the nucleus ventro-medialis. The fibres passing among the cells form the olfactory projection tract of CAJAL.

Nucleus tractus olfactorius lateralis (figs. 2, 3) is located rostrally lateral to the intermedio-lateral area, more caudally it shifts to a dorsal position between the archistriatum and the pyriform cortex. Owing to the unmyelinated primary olfactory fibres none could be traced to this nucleus, but the usual secondary connections were found.

Nucleus ventro-medialis (figs. 3 to 5). The rostral end of this nucleus is intermingled with the interstitial nucleus but caudally it is extended along the lateral edge of the archistriatum. The ventro-medial nucleus contributes fibres to the stria terminalis, the olfactory projection tract, and the stria medullaris.

The cortex of a typical section is seen in fig. 2. Of previously described reptiles the Chameleon cortex is most like that of Gecko described by UNGER ('06).

Hippocampus (figs. 2 to 4, 6, 31). This sheet of cortex is most striking because of its compact cellular arrangement and clear cut edges except in the more dorsal part. The hippocampus is far more differentiated than the other cortical layers which suggest it is phylogenetically the oldest. It extends rostrally as far as the base of the olfactory peduncle in Alligator (CROSBY, '17), Sphenodon (CAIRNEY, '26). In Chameleon, however, the hippocampal cortex is not seen so far rostral, but here the median wall is occupied by the small scattered cells of the primordium hippocampi. The hippocampus extends posteriorly into the caudal poles of the hemispheres. The medial side is associated with the superficial septo-cortical fibres which indicate the medial cells are afferent, and the lateral side is bounded by the alveus and fornix fibres which are efferent.

The ventro-medial part contains cells similar to those found by Dr. CROSBY in Alligator and will not be described. The dorso-medial cells are sharply limited from those of the ventral part, its cells are much larger,

VOL. 11 1930

lighter stained, and oval with their long axis nearly perpendicular to the ventral hippocampus. These cells are separated from those of the dorsal cortex by perforating fibres as indicated by UNGER ('06) in Gecko and described in 1921 by KAPPERS. These fibres, in a cell free area, give a sharp line of demarkation between the hippocampus and the general cortex.

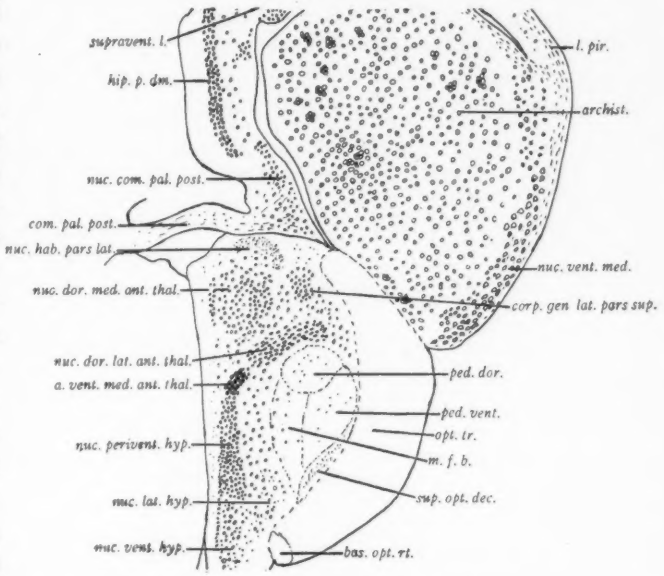


Fig. 4. Through the rostral part of the thalamus, the posterior pallial commissure and its nucleus. × 20.

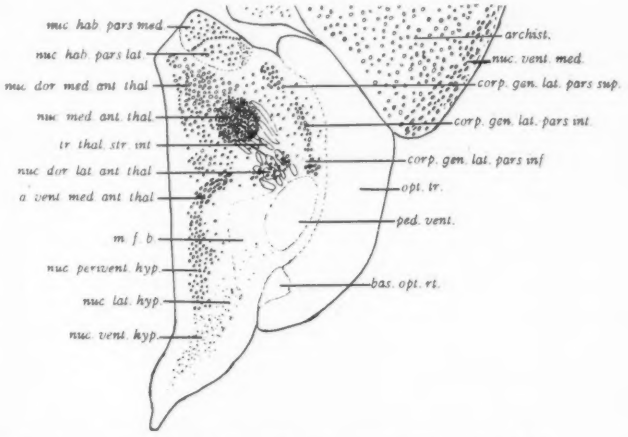


Fig. 5. Through the habenular nucleus and the thalamic area adjacent to the rostral end of nucleus rotundus. × 20.

General cortex (figs. 2, 3, 6, 29, 33, 34). This was studied by CAJAL ('96, Chameleon). The significance of this dorsal sheet has been much disputed. EDINGER, CAJAL, MEYER, and UNGER have all questioned the differentiation of a general cortex in reptilia. JOHNSTON ('23) says the general cortex in reptiles dates back a million years and gives histological evidence at least for Turtle ('15, '16). The only experimental work to verify the above statement is that of JOHNSTON ('16) who found a motor excitable area in three species of turtles and one lizard and the work of BAGLEY and RICHTER ('24) on the alligator brain. CROSBY ('17) calls the dorsal area of the Alligator general cortex though not in the sense of a localized pattern. ELLIOT SMITH ('10) and CAIRNEY ('26) consider this area not a true neopallium but rather represents a process of differentiation in that direc-

tion. The medial part of the area is sharply limited from the lateral border of the hippocampus dorsalis by a cell free area, different in arrangement and kind of cells, with the perforating fibres between them. The lateral boundary is not clearly limited but extends around the lateral corner. In more rostral sections (figs. 1, 2) the most lateral part is closely related to the purely somatic striatum (neostriatum) and substantiates the argument of ELLIOT SMITH ('19), and CAIRNEY ('26), that this area is really hypopallial. The dorsal cortex is peculiar in Chameleon because of the great amount of overlying pyriform cortex which covers all the lateral region and in some places extends to the mid point of this area.

The dorsal area consists of the following parts: a larger broad layer of large cells more dorsal and an area of very small cells lying above the ventricle. The dorsal plate is again differentiated (fig. 2) into medial, intermediate, and lateral cell groups. The medial group cells, though in most sections only few in number, are very striking for they are large, pyramidal and very deeply stained. If we were to accept the experimental work of JOHNSTON indicating a motor area present in reptiles, and assuming these impulses originate in reptilia from cells similar to the ones found in mammals having motor functions then most certainly these large, characteristic, pyramidal cells would be the originators of motor impulses. However, silver sections are necessary to help explain their significance. The intermediate zone consists of cells some of which are round others irregular. They occupy most of the dorsal area except in the more rostral sections. The lateral sheet corresponds to Dr. CROSBY's primordial general cortex and is labelled as such in figs. 1, 2. These cells occupy the entire dorsal area in rostral sections (fig. 1) being especially compact lateral to the dorso-lateral angle of the ventricle. They (fig. 1) are in intimate relationship with the purely somatic area of the hemisphere. The primordia of the general cortex is bounded externally by the pyriform cortex. Passing caudally this primordium of the general cortex becomes restricted to a small area lateral to the dorso-lateral angle of the ventricle. The cells of this area are very irregular in shape and deeply stained. The older more ventral sheet of cells described by HINES ('23) in Sphenodon embryos as mantle layer, is not limited to the dorsal area (fig. 2) but extends medially from a position about the middle level of the dorso-lateral part of the ventricle. These cells which are frequently arranged in rows are small, round, light stained and very uniform in their characteristics.

Pyriform lobe (figs. 1 to 4, 6). In rostral sections the pyriform cortex is not sharply separated from the cortex of the olfactory tubercle. In more caudal sections the pyriform cortex covers the lateral surface of the ventro-lateral small cell area, all the dorso-lateral area, and half the dorsal area in many places. In the ventral portion is can be easily differentiated from the

small cells of that area, in the lateral and dorso-lateral areas the outer part of the cortex is very distinct but there is only a gradual transition between the cells of its inner edge and the cells belonging to the nucleus of the lateral olfactory tract and the dorso-lateral area. The same thing is true for the dorsal area where it forms a cap over cells of the primordia of the general cortex. The outer cells are long flattened cells, very dark staining and placed in rows parallel to the periphery.

Nucleus habenularis (figs. 4 to 6, 17 to 19, 32). The Chameleon habenula consists of the two usual main parts, the pars medialis and the pars lateralis and also a part that might be designated the pars commissuralis. The pars lateralis is the most rostral part and receives the stria medullaris, the pars medialis appears more caudally and is sharply differentiated from the pars lateralis by a row of cells. Ventrally the pars medialis gives rise to the fasciculus retroflexus, dorsally it is separated from *pars commissuralis* (fig. 6) by a cell free area. The pars commissuralis extends dorsally and arches up among the fibres of the commissure. The commissure of Chameleon is dorsal to the nucleus, but in Alligator HUBER and CROSBY ('26) have figured it ventral to most of the nucleus.

Fig. 6. A figure through the habenular nucleus, the habenular commissure and the nucleus rotundus. × 20.

The habenular nucleus has extensive forebrain connections through the stria medullaris, it also has a small connection with the optic tectum and the nucleus rotundus. Impulses from the various centers find an outlet through a very highly developed fasciculus retroflexus.

Area ventro-medialis thalami (figs. 4 to 6). This area is caudal to the hippocampal commissure and dorso-medial to the medial forebrain bundle. The inferior border is in contact with the dorsal part of the nucleus periventricularis hypothalami, from which it is easily identified by its dark stained cells. Medially its frontal part is separated from the ventricle by a

row of cells, dorsally it can be identified from the nucleus dorso-medialis anterior by its darker stained cells, laterally it is bounded by the nucleus dorso-lateralis anterior. The cells of this nucleus are round or oval, slightly larger than the adjacent cell groups and easily identified by their dark stain.

Nucleus dorso-medialis anterior thalami (figs. 4 to 6, 31, 32). Rostrally this nucleus occupies a position above the ventral area of the thalamus and medial to the stria medullaris (fig. 6). More caudally at the level of the rostral end of the habenular nucleus this nucleus still occupies a central position but is now bounded by the habenular nucleus dorsally, laterally by the pars superior of the lateral geniculate body, and by the nucleus dorso-lateralis anterior ventro-laterally. Its more medial cells are somewhat differentiated and tend to be arranged in a row two or three cells deep, and parallel to the midline. The cells of this nucleus receive large bundles of fibres coming from the lateral forebrain bundle.

Nucleus dorso-lateralis anterior thalami (figs. 4, 5) is small in comparison to that found in Alligator by HUBER and CROSBY ('26) or in Sphenodon by CAIRNEY ('26). This nucleus is bounded ventrally by the area ventralis, the boundary being marked by differences in arrangement of the cells; dorso-medially the boundary between it and the nucleus dorso-medialis anterior is marked by a zone of fewer cells. Laterally there is no sharp line of demarkation between it and the cells of the lateral geniculate body.

Comparatively few forebrain fibres end in the nucleus dorso-lateralis anterior, a striking difference from that found in Alligator and Sphenodon.

Nucleus medialis anterior thalami (figs. 5, 6) and *nucleus medialis posterior thalami* are essentially the same as those described in Alligator by HUBER and CROSBY ('26).

Nucleus rotundus (figs. 6, 16 to 18, 30 to 34). This very large spherical nucleus is found occupying the central part of the diencephalon in all reptiles. CAJAL ('96) figured it in Chameleon as, "nucleo principal del talamo", and showed that axons of its cells entered the lateral forebrain bundle to conduct to the forebrain. For a complete description of this nucleus refer to CAJAL ('96).

Nucleus postero-centralis (fig. 7). In Chameleon a round area of cells are seen forming a cap over the caudal part of nucleus rotundus and nucleus medialis posterior thalami very much similar to that figured for Alligator by HUBER and CROSBY ('26). This nucleus does not include the larger deep stained cells located dorso-laterally which are a part of nucleus geniculo-pretectalis.

Area subhabenularis. This region has been described by DE LANGE ('13) and by HUBER and CROSBY ('26). No description of this area will be given as the present study reveals nothing new.

Nucleus lentiformis thalami (figs. 8, 33, 34). This nucleus is located lateral to the tractus habenulo-peduncularis and the posterior commissure. The nucleus lies antero-ventral to the nucleus geniculo-pretectalis and is separated from the most lateral part of the nucleus rotundus by an area of small cells belonging to the nucleus of the posterior commissure. Laterally the cells of this nucleus extend dorso-ventrally being intermingled with the surrounding cells but easily differentiated from them by their larger size, shape and deeper stain.

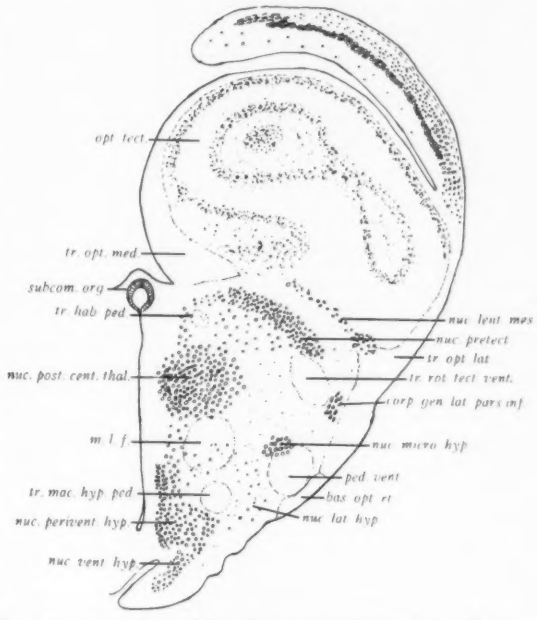


Fig. 7. A section through areas adjacent to the caudal end of the nucleus rotundus. × 20.

In sagittal series (fig. 34) there is no line of demarkation between this nucleus and nucleus motorius tegmenti. However the cells of the nucleus motorius tegmenti are much larger, not so compact, and lighter stained. This nucleus is not the nucleus postero-centralis of HUBER and CROSBY ('26) but much more like the nucleus lentiformis thalami of BECCARI ('23).

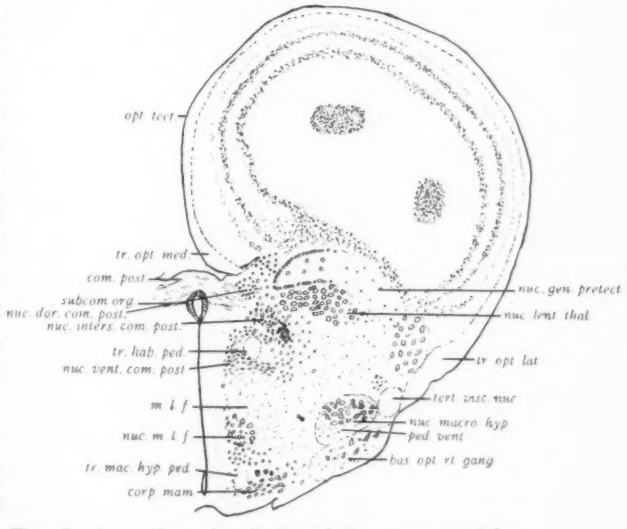


Fig. 8. A section showing nuclear masses at the level of the posterior commissure. × 20.

Nucleus geniculo-pretectalis (figs. 8, 19, 20, 29, 30, 33 to 35). This nucleus reaches an extraordinarily high degree of development and differentiation in Chameleon extending along the entire length of the under surface of the optic tectum in a dorso-ventral direction. Directly antero-ventral and adjacent to this nucleus is another nuclear mass of deep stained

but larger cells, the nucleus lentiformis thalami. Passing laterally these compact cells form a cap for the end and sides of a round elongated area of deeply stained neuropile containing a few cells and a few myelinated fibres. More laterally the neuropile loses many of the surrounding cells. Beyond the lateral extent of the nucleus rotundus the nucleus geniculo-pretectalis makes a sharp turn ventrally. The more dorsal portion contains only a few scattered cells but the ventral portion expands into a very large nuclear mass (figs. 8, 35) which extends far laterally. In the lateral position it is seen as a large nucleus containing deep stained neuropile, compactly arranged cells which are large and have a round or oval shape while others tend to be fusiform. Its ventro-lateral border is very near the intermediate nucleus of the lateral geniculate body.

CAJAL ('96) found come optic tract fibres to this nucleus in Chameleon which led him to call it the internal part of the lateral geniculate body. This nucleus has a large connection with the nucleus rotundus and also with the optic tectum.

Corpus geniculatum laterale (figs. 4 to 6, 16 to 18, 28, 29, 35). One of the early classical descriptions is that of CAJAL ('96) on the Chameleon. Nothing will be added to his description except to note that the part called "nucleo talamico interno" by CAJAL is here designated as nucleus geniculo-pretectalis.

Basal optic root and ganglion (figs. 4 to 8, 14 to 19, 28, 29, 33, 34). This nucleus was described in reptilia by EDINGER ('99), DE LANGE ('13), and BECCARI ('22) as the ganglion ectomammillare, and in the avian brain by CRAIGIE ('28) and HUBER and CROSBY ('29) as the basal optic ganglion. It is very large in Chameleon forming a large external bulge and is placed antero-ventral to the nucleus entopeduncularis and lateral to the hypothalamus while the superior boundary is formed by the forebrain bundle fibres to the nucleus entopeduncularis. The large basal optic root bundle passes from the posterior part of the optic chiasm directly caudal, adjacent to the ventro-lateral edge of the hypothalamus and enters the anterior end of its nucleus where all the fibres terminate. The relationships of this nucleus are beautifully demonstrated in sagittal sections (figs. 28, 29, 33, 34). Many secondary fibres make their exit from the dorsal surface of the nucleus and go to the following places: the nucleus profundus mesencephali, the optic tectum, the medial longitudinal fasciculus, the posterior commissure, the oculomotor nucleus, the tegmentum, the nucleus geniculo-pretectalis, and the lateral geniculate bodies.

Nucleus pretectalis (figs. 7, 33 to 35). This nucleus was described by EDINGER ('99), DE LANGE ('13), KAPPERS ('21), BECCARI ('23), HUBER and CROSBY ('26). KAPPERS ('21) has described this nucleus for nearly all

the vertebrates. In Chameleon it occupies its usual position beneath the anterior boundary of the tectum.

Nucleus entopeduncularis (figs. 9, 20, 21, 28, 29, 34, 35). This nucleus was first discovered and described in various reptiles by EDINGER ('99) and figured for Varanus. It was also described by DE LANGE ('13) in Draco volans and Testudo græca, later in Alligator by HUBER and CROSBY ('26). In all of the above descriptions it is placed at the level of the anterior end of the nucleus rotundus, and is closely associated with the ventral peduncle of the lateral forebrain bundle. In Chameleon this nucleus lies far caudal. The anterior end of the nucleus only reaches the level of the caudal part of the posterior commissure and it is bounded on its caudal surface by the nucleus ruber. The nucleus entopeduncularis consists of large multipolar cells but the most striking thing is its deep stained neuropile which sharply limits it from the adjacent areas. It is triangular in shape in sagittal sections with the apex extended rostrally. In transverse series stained by the PAL-WEIGERT method it is seen as a large round deeply stained area. In sagittal series fibres of the more medial portion of the ventral peduncle terminate anteriorly in the hypothalamic nuclei but a large portion pass dorsally above the basal optic root ganglion and enter the apex of the triangular shaped nucleus entopeduncularis. A few fibres continue on caudally to the nucleus ruber but practically all terminate in the nucleus entopeduncularis.

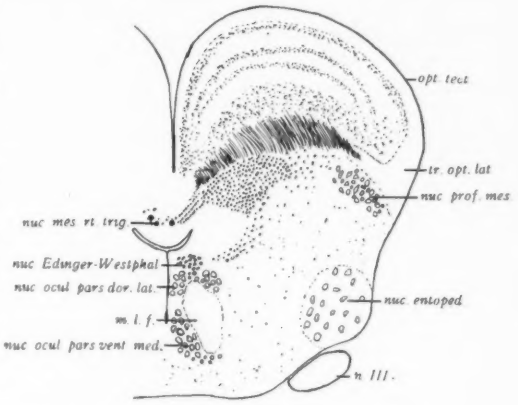


Fig. 9. A section demonstrating the oculomotor nucleus, the nucleus entopeduncularis, and the nucleus profundus mesencephali. × 20.

Nucleus lateralis hypothalami (figs. 4 to 7), *nucleus ventralis hypothalami* (figs. 4 to 7), *nucleus periventricularis hypothalami* (figs. 4 to 7, 32, 34) and the corpus mammillare (figs. 8, 31) present no peculiarities in Chameleon. Adequate descriptions can be found in EDINGER ('99), DE LANGE ('13), HUBER and CROSBY ('26).

Nucleus microcellularis hypothalami (figs. 7, 29, 33). This is a very compact nucleus whose most ventral cells are intermingled with the underlying ventral peduncle of the lateral forebrain bundle. It is located at the caudal level of the nucleus rotundus, and is bounded ventro-medially by the nucleus lateralis hypothalami. Many of the ventral peduncle fibres terminate in this nucleus. The nucleus consists of small round cells and a few much larger oval cells.

VOL. 11 1930

Nucleus macrocellularis hypothalami (figs. 8, 29, 33). This nucleus is round and consists of compact cells which are sharply limited from the smaller less compact adjacent cells. The major part of this nucleus is rostral to the nucleus of the basal optic root ganglion though a part extends above its rostral end. The ventral peduncle forms the inferior boundary while a comparatively cell free area intervenes between this nucleus and nucleus microcellularis. Some of the cells are small and round, a few large and oval, the majority, however, are very large pyramidal cells with very thick dendrites. The entire nuclear mass contains deep staining neuropile. Like the nucleus microcellularis its main connection is with the ventral peduncle. The nucleus gives rise to a crossed tract which I have labelled tractus nucleus macrocellularis-hypothalamo-peduncularis.

Optic nerve and tracts (figs. 4 to 9, 14 to 22, 28 to 35). According to GISI ('07) the eyes of the Chameleon are very large as compared to those of other reptiles. The optic nerves and optic tectum are corresponding highly developed. The large optic chiasm of this animal was described by GROSS ('03) and the present study confirms that description. After completely decussating the fibres form a tractus opticus medialis (figs. 7, 8, 19, 20), a tractus opticus lateralis (figs. 7 to 9, 19 to 23) and a basal optic root previously noted. The optic tracts of Chameleon are essentially the same as the previous description of DE LANGE ('13) and HUBER and CROSBY ('26). One peculiarity found in this study is a brachium tecti medialis similar to that described by KAPPERS ('06) in Gadus. This brachium consists of fibres, located at the level of the nucleus lentiformis mesencephali, which connect the tractus opticus lateralis and the tractus opticus medialis.

Optic tectum (figs. 7 to 9, 20 to 23, 28 to 35). CAJAL ('96) gave a beautiful description of the optic tectum of Chameleon to which nothing will be added except a review of its major connections. Layer two sends fibres to the posterior commissure and the fasciculus mesencephalicus periventricularis. The sixth layer of CAJAL was described by EDINGER as the "tiefes Mark", and it is the great efferent layer of the tectum distributing to the superior tectal commissure, the posterior commissure, the posterior corpora quadrigemina, the nucleus profundus mesencephali, the ganglion isthmi and the cerebellum. Other fibres form the tecto-bulbar and the tecto-tegmental system. There is some evidence this layer also receives impulses from the posterior corpora quadrigemina, the ganglion isthmi, and the nucleus profundus mesencephali. The twelfth layer and the fourteenth layer are the great afferent layers receiving the optic pathways. Other important connections of the tectum are with the striatum through the lateral forebrain bundle; the septum through the medial forebrain bundle; the habenula; and the basal optic root ganglion.

Nucleus lentiformis mesencephali (figs. 7, 28, 29) is located at the level of the posterior commissure and connects the medial and lateral optic rays as a bridge. KAPPERS ('21) gives its relations and states it receives octavus and trigeminal fibres. The same author finds a homologue in fishes and also homologized this nucleus with nucleus spiriformis of birds. In Chameleon it is seen at the anterior level of the posterior commissure where it is bounded in front by the nucleus geniculo-pretectalis. In some sections fibres of the medial arm of the tectum pass among these cells. Most of the cells are rather small and round but more laterally, some of them are larger and multipolar.

Nuclei of the posterior commissure (figs. 8, 32). The findings in Chameleon are practically the same as those of BECCARI ('23, Lacerta), hence no description will be given.

Ganglion isthmi (figs. 10, 24, 25, 28, 29, 35). The large size of the ganglion isthmi in Chameleon has attracted the attention of JOUSTRA ('18) and KAPPERS ('21). This ganglion and the secondary visceral nucleus have been the cause of much confusion which has been clarified by LARSELL ('24) in his history of this ganglion.

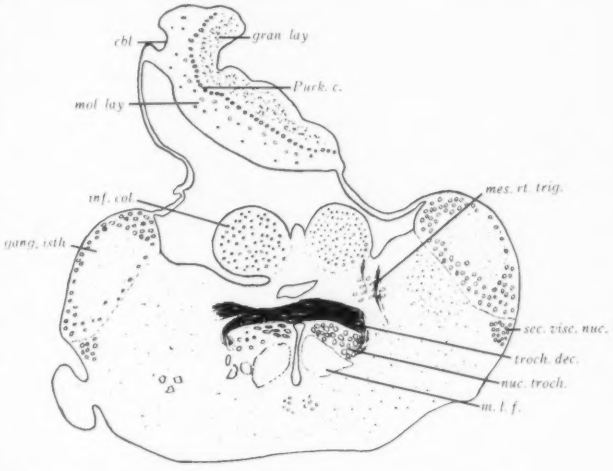


Fig. 10. A section through the trochlear nucleus, the ganglion isthmi, and the inferior colliculus. × 20.

The large ganglion isthmi forms a knob-like projection lateral to the corpora quadrigemina posterior on the dorso-caudal part of the mesencephalon and the small but distinct secondary visceral nucleus is located adjacent to its ventral border. Anteriorly it is bounded by the large nucleus profundus mesencephali and medially by the corpora quadrigemina posterior. The trochlear nerve makes its exit from under its caudal and inferior border. The central portion (fig. 10) of the ganglion isthmi is nearly free of cells. The cells forming the periphery are flattened and dark stained, the inner adjacent cells are of two kinds: large multipolar cells which are light stained and have a very large round nucleus, and other cells multipolar but smaller and very darkly stained.

HUBER and CROSBY ('26) found the two ganglia in Alligator are joined to each other by the pars dorsalis of the ventral supra-optic commissure, LARSELL ('24) found a similar connection in the frog. I find a tract having many of the characteristics of the supra-optic system connecting the two but

VOL. 11 1930

I have no exact proof for it is lost in part of its course. Another commissure of the ganglion isthmi is dorsally placed and called the isthmæ commissure. The ganglion isthmi receives impulses from the optic tectum, the lateral lemniscus, and nucleus profundus mesencephali and sends fibres to the optic tectum. My findings support the opinion of JUOSTRA ('18) that this ganglion is the homologue of the medial geniculate body of mammals.

The *nucleus profundus mesencephali* (figs. 9, 22, 23, 28, 29, 35) of the Chameleon is very large. A similarly named nucleus was figured by KAPPERS ('21) for Testudo græca taken from a figure from DE LANGE's (1912, p. 1087) paper where it is unlabelled. BECCARI ('23) figures a nucleus lateralis profundi mesencephali in Lacerta muralis. Although neither of the above mentioned nuclear masses have the same relation to the ganglion isthmi as found in Chameleon a common characteristic is the reception of fibres from the lateral lemniscus.

The nucleus profundus mesencephali of Chameleon is located directly in front of the ganglion isthmi between it and the optic tectum. In some sections the most caudal part is seen overlying the rostral end of the ganglion isthmi and ventrally it extends far downward into the tegmentum. The nucleus consists of large multipolar cells with deep stained nuclei, scattered among the large cells are many very small round ones which are interspersed by various fibre systems. Fig. 22 shows the large tecto-bulbar ventralis pathway passing among its cells, figs. 23, 29, 35, 42 show the tractus isthmotectalis and tecto-isthmi passing through its substance, the lateral lemniscus fibres also pass through it. Many of the fibres from the nucleus rotundus (fig. 35), and from the basal optic root ganglion (fig. 28) terminate in this nucleus; also note in the same figure visceral fibres entering the nucleus.

Judging by its large size, its extensive connections, and close relation to other important nuclear masses this nucleus may be an important co-ordinating center in Chameleon.

Secondary visceral nucleus (figs. 10, 23, 28, 35). Although this nucleus was described by HERRICK ('17, Necturus) and by LARSELL ('23, '24, frog) I am unaware of any previous finding of this nucleus in reptilia. In Chameleon it is a well differentiated nucleus located at the lateral part of the inferior border of the ganglion isthmi. In transverse sections it is triangular in shape with the base against the ganglion. In PAL-WEIGERT stained sections counterstained with carmine the cells show many fibres passing through them to the ganglion isthmi. The cells are of large size and mostly oval, the majority being deeply stained as is also the neuropile.

Although the secondary visceral nucleus is highly developed. I am unable to trace any fibres into this nucleus from the fasciculus solitarius or any other caudal centers. Due to failure to recognize such connections my only evidence for this being a visceral center is because of its location and shape

being similar to that figured for Necturus by HERRICK ('17) and by LARSELL ('24). The secondary visceral nucleus probably is connected to the oculomotor and trochlear nuclei, many fibres enter the medial longitudinal fasciculus, and other fibres enter the tertiary visceral center and the hypothalamus.

Tertiary visceral nucleus (figs. 8, 19, 28). The area I have labelled as tertiary nucleus is in reality a large, very dense area of neuropile which receives fibres from the secondary visceral nucleus. It is located caudal to the lateral geniculate bodies and above the basal optic root ganglion, being bounded above by the tractus opticus lateralis, and ventro-medially, by the ventral peduncle of the lateral forebrain bundle. This neuropile receives fibres from the secondary nucleus, from the nucleus geniculo-pretectalis, and has a broad connection with the nucleus profundus mesencephali.

Inferior colliculus (figs. 10, 31 to 34). KAPPERS ('21) considers them the homologue of the inferior colliculus of mammals but PALMGREN ('21) disagrees with this conclusion. The two large corpora quadrigemina posterior located medially and the very large ganglia isthmi laterally are very striking. The most rostral portion of the posterior body reaches to the caudal level of the oculomotor nucleus and is covered for a few sections by the optic tectum (corpora quadrigemina anterior). Rostrally the ventral half of the two nuclear masses are joined to each other but throughout most of their extent they are separated by a cell free area (fig. 10). Ventrally the posterior bodies are adjacent to the grey of the aqueduct except for a short distance where they are in contact with the decussating trochlear nerve. Anteriorly the cells are continuous ventro-laterally with those of the tegmentum. Laterally the posterior body is separated from the ganglion isthmi by fibres and an area containing fewer cells.

Nucleus ruber (figs. 29, 34). Among the few comparative studies of this nucleus that of DE LANGE ('12) is perhaps the earliest and the most complete. In Chameleon the large multipolar cells are clearly seen located immediately caudal to the nucleus entopeduncularis. Although both my sagittal and transverse series show many small cells among the multipolar ones they are not compact nor differentiated enough from the surrounding cells to consider them as forming a definite pars parvocellularis.

As previously stated some of the ventral peduncle fibres pass through nucleus entopeduncularis and end in the nucleus ruber while a few fibres pass on farther caudally. Those fibres terminating in the nucleus ruber might be called the tractus strio-rubralis. The nucleus ruber also receives the brachium conjunctivum, but no rubrospinal tract could be identified.

Nucleus oculomotorius (figs. 9, 20 to 22, 31). The oculomotor nucleus in Chameleon is located in the midbrain, a part dorsal to the medial longitudinal fasciculus and another ventral. The high degree of differentiation of this nucleus was described and figured by KAPPERS ('12, fig. 59). Chame-

VOL. 11 1930

leon shows as figured by KAPPERS a dorso-lateral nucleus, and a ventro-medial one. There is a round nucleus very sharply separated from the surrounding parts by its compactness (figs. 9, 31), the cells of which are small, irregular in shape and are the homologue of the nucleus EDINGER-WESTPHAL of higher forms. Nothing more will be added to the description of this nucleus which has been described in reptilia by GISI ('07), KAPPERS ('12), DE LANGE ('13), and Black ('20).

Oculomotor nerve (figs. 19, 31). The oculomotor nerve of Chameleon is very large. As seen in sagittal series (fig. 31) many of the fibres pass directly ventral and can be seen in the same section from their origin to their point of exit through the interpeduncular fossa. Note in the same figure fibres of smaller caliber originating from the nucleus of EDINGER-WESTPHAL and entering the most rostral part of the nerve. In fig. 21 many of the fibres are seen decussating from both parts of the nucleus pars dorso-lateralis and pars ventro-medialis. BLACK ('20) found no decussating fibres in Chelone, Boa, nor Damonia.

Nucleus trochlearis (figs. 10, 23, 31, 32) is located in the Sylvian grey. It is in contact with the medial longitudinal fasciculus ventrally, ventro-laterally with the tractus tecto-bulbaris dorsalis uncrossed. Laterally many fibres leave its substance, turn dorsally and medially to decussate. The nucleus is not sharply limited anteriorly from the caudal end of the oculomotor nucleus.

Anteriorly the trochlear nucleus consists of large cells many of which are multipolar and stain very darkly while others are light stained. More caudally the dark stained cells form the dorso-medial portion and the light stained cells the lateral and ventro-lateral part. In the most caudal part the light stained cells disappear and the dark stained cells alone remain. These caudal cells are dark stained and become extremely flattened with their long axis extending medially and laterally. It was unexpected to find cellular differentiation in this nucleus and perhaps a study of the termination of the trochlear nerve in this animal would reveal the cause.

Trochlear nerve (figs. 10, 16 to 20, 22 to 25, 30 to 33). This nerve decussates and follows the usual course described in other reptilia.

Nucleus of the medial longitudinal fasciculus (figs. 8, 31). In Chameleon (fig. 8) the interstitial nucleus of the medial longitudinal fasciculus is seen located rostral to the oculomotor nucleus, mostly below the fasciculus itself though some cells lie medial to it and reach the ventro-medial part of the posterior commissure nucleus. Ventrally the nucleus is bounded by the mammillary body. The sagittal section (fig. 31) indicates a close relation between this nucleus and those of the posterior commissure.

Nucleus precerebellaris (fig. 33). This is a small round nucleus located in front of and above the decussating fourth nerve and the base of the

cerebellum. It is separated from the corpora quadrigemina posterior by a cell free area. The cells are round and of medium size. Although the mesencephalic root of the trigeminal nerve passes through it there is no evidence of actual connections with it nor any other fibres.

The cerebellum (figs. 10, 11, 30 to 35) is long, flat and curved forward with the molecular layer on the under side. CAJAL ('96) studied this layer in Chameleon and found it contained a few stellate cells and a single row of Purkinje cells. He found each stellate cell has ascending dendrites

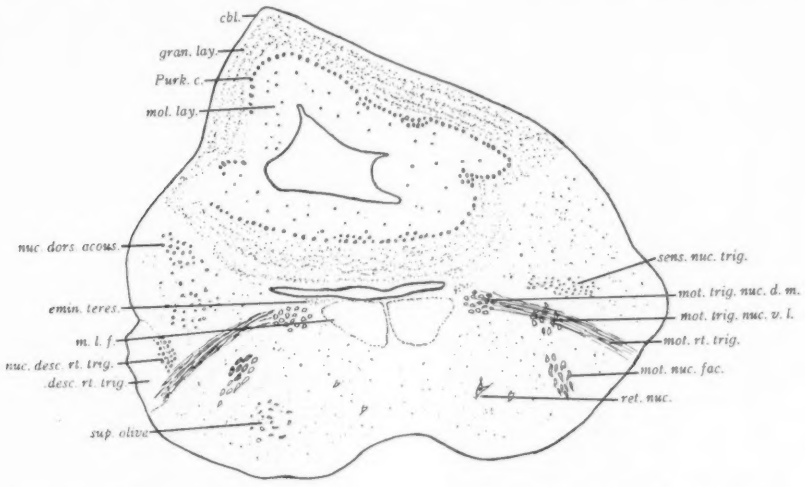


Fig. 11. Taken at the level of the motor trigeminal nucleus and nerve. × 20.

that go to the periphery and descending dendrites that go to the Purkinje cells. The axons of these small cells first turn toward the periphery but loop back, thicken and end in numerous collaterals and terminal arborizations around the bodies of the Purkinje cells. I was interested to note that none of the dendrites entered the granular layer which would indicate the cells of the molecular layer are solely for the association and reenforcing of impulses among the Purkinje cells.

The Purkinje cells extend throughout the length of the cerebellum forming a row one cell deep. With the present material I am unable to determine the course of their axons, but presumably their axons pass to the base to synapse with the medial and lateral cerebellar nuclei to be described.

The granular layer is located on the upper surface and consists of small round cells which are very compact. Fibres from the vestibular nuclei, the trigeminal sensory nucleus, the two spino-cerebellar tracts, and the tectum, extend through most of this layer distributing terminal fibres to its cells.

Cerebellar nuclei (figs. 30, 33, 34). Very few authors have described the basal cerebellar nuclei. Among the various accounts those of the follow-

ing reptiles have been described, Alligator sklerops, VAN HÖEVELL ('16), Alligator mississippiensis, HUBER and CROSBY ('26), Anniella, and Gerrhonatus, LARSELL ('26). In general the above authors found cerebellar nuclei which could usually be identified as consisting of a medial and a lateral part. In Chameleon the medial and the lateral nuclei are clearly differentiated.

The medial nucleus consists of small cells located at the base of the cerebellum, medially they lie under the cerebellar commissure, laterally some of them are intermingled with cells of the granular layer.

The nucleus lateralis lies dorsal and lateral to the nucleus medialis. Although its cells are among the basal granulosum cells they are easily identified from them by their larger size and deeper staining. As indicated in the figures these cells extend dorsally along the axis of the cerebellum. This nucleus is in close relation with fibres from the vestibulo and spino-cerebellar tracts and it seems very probable some of these fibres may make contacts directly with these cells. A fair sized brachium conjunctivum takes its origin from the nucleus lateralis which would indicate it might be the homologue of the dentate nucleus of mammals.

Briefly summarized the cerebellum of Chameleon receives spinal, vestibular, tectal, and trigeminal impulses. These impulses are distributed chiefly to the granular layer though some may go directly to the basal cerebellar nuclei. After correlation the impulses are presumably picked up by the dendrites of Purkinje cells. CAJAL's work indicates the cells of the molecular leyer are for association and perhaps reenforcing the impulses among the Purkinje cells. Presumably the impulse is then carried to the nucleus lateralis by an axon of the Purkinje cell. From the nucleus lateralis the impulses are carried by the brachium conjunctivum to the nucleus ruber of the opposite side.

Mesencephalic root Vth nucleus (figs. 9, 31, 33, 34). Several authors, JOHNSTON ('05), VAN VALKENBURG ('11), and WEINBERG ('28), have made comparative studies of the distribution of these cells. In Chameleon they are easily identified by their large size, and very large nucleus with a prominent nucleolus. These cells lie in the roof above the ventricle mostly among the cells of the fifth layer of CAJAL. Although more abundant in the midline they extend laterally nearly to the lateral limit of the ventricle; anteriorly they are found adjacent to the caudal part of the posterior commissure; caudally they extend to the anterior limit of the corpora quadrigemina posterior. The groups in Chameleon are similar to those found in Alligator, WEINBERG ('28), and consist of an unpaired medial group of 150 cells, two intermediate groups with a total of 94 cells, and two lateral groups with a total of 93 cells.

Mesencephalic root Vth nerve (figs. 10, 22 to 25, 33, 34). These fibres are easily identified, by their large size and deep stained myelin, and can

be differentiated from the tectal fibres of the great efferent layer. At the anterior limit of the inferior colliculus the mesencephalic root cuts directly through the substance of that body (figs. 33, 34) while part of the fibres leaving the efferent layer of CAJAL pass over the dorsal surface to become the tractus tecto-cerebellaris. The mesencephalic root is not a single pathway but a broad band of fibres which might be divided into three fasciculi: a medial, an intermediate, and a lateral.

After entering the inferior colliculus the medial fasciculus turns laterally for a few sections, then ventro-caudally passing through the nucleus pre-cerebellaris, then ventral to the anterior medullary velum and the decussating trochlear fibres, under the base of the cerebellum the medial fasciculus breaks up into fine fibres and is lost.

The lateral fibres pass through the deep part of the inferior colliculus and at no place do they reach as far lateral as the medial border of the ganglion isthmi. WEINBERG ('28) finds some of these fibres in Turtle, Alligator and Frog between the ganglion isthmi and the trochlear root.

VOL. 11 1930

As the lateral fibres pass under the base of the cerebellum some of the fibres seem to enter that structure. WEINBERG ('28) also found suggestions of a cerebellar component but no positive proof. From this point other fibres appear to go to the vestibular region, and some go ventro-caudally and laterally to the region of the sensory nucleus of the fifth and become lost among the fibres of that nerve. However these fibres can be again identified in cross section of the peripheral trigeminal nerve (fig. 25) by their heavy myelinated fibres.

Motor trigeminal nucleus (figs. 11, 25, 26, 30, 32 to 34). This nucleus consists of a single part in some reptiles (C. L. HERRICK, '90, Alligator, BLACK, '20, Damonia); in others it has two parts (KAPPERS, '12, Chelone, DE LANGE, '17, Lacerta). The two parts are well differentiated in Chameleon, the one being located near the lateral border of the medial longitudinal fasciculus is designated as pars dorso-medialis, the other in a ventro-lateral position is called pars ventro-lateralis. Pars ventro-medialis is very compact and is seen in PAL-WEIGERT material as a round, clear area. Although equally as large as pars dorso-medialis the pars ventro-lateralis is not so striking because its cells are more scattered.

The motor root of the trigeminal nerve (figs. 11, 16, 17, 22 to 26, 29, 30, 33 to 35). This nerve consists of a large compact bundle of fibres from the pars dorso-medialis which are joined laterally by fibres from the pars ventro-lateralis. There is some evidence that part of the fibres from the pars dorso-medialis decussate and enter the nerve of the opposite side.

Sensory nucleus of the Vth (figs. 11, 29, 30) is located dorsal to the motor root of the fifth and dorso-lateral to the pars dorso-lateralis of the

motor nucleus. It consists of very small round cells which are not sharply differentiated from the acoustic nuclei dorsally.

As the fifth nerve approaches the brain surface the dark stained coarse motor fibres form a ventrally placed, large, compact nerve. Immediately dorsal (fig. 25) a broad band of finer and lighter stained fibres pass medially to enter the large clear area. Cell preparations show this area to be the position of the sensory nerve cells of the trigeminal nerve.

Descending root of the trigeminal (figs. 11, 25, 26, 35). The descending root fibres and their accompanying small cells start at the level of the exit of the trigeminal nerve. The root consists of a large bundle of well medullated fibres which pass caudally near the periphery. The fibres are lost in the lower part of the medulla and none could be traced into the spinal cord. Some of the fibres from the cells of this root pass rostrally to enter the trigeminal lemniscus. Other fibres from the descending root pass toward the midline and are lost.

The peripheral trigeminal nerve is large and the three parts can be differentiated by differences in their staining (fig. 25). The fibres of the mesencephalic root are mesial, the sensory fibres dorsal, and the motor fibres ventral. The nerve can be followed forward and the sensory part is seen entering the very large semilunar ganglion (fig. 22). No attempt will be made to give the further distribution which is approximately the same as found by WATKINSON ('06, Varanus bivitatus), and by WILLIARD ('15, Anolis carolinensis).

Abducens nucleus and nerve (figs. 26, 32). The rostral limit of the nucleus is near the caudal end of the two motor trigeminal nuclei, ventro-lateral to the medial longitudinal fasciculus. Its caudal extent is clearly indicated in sagittal section (fig. 32). The fibres originate as small fasciculi and pass ventrally then laterally, making their exit as two rootlets in the same plane that they took origin. The two rootlets were figured by DE LANGE ('17) in his reconstruction chart of Chameleon.

Motor nucleus of the seventh and probably ninth nerves (figs. 11, 33). BLACK ('20) found a single nucleus in Damonia for the facial and glossopharyngeal nerves. The VIIth fibres took their origin from the rostral part of the nucleus and the IXth fibres more caudally though there was no line of demarkation between the two. This holds true for most reptiles though KAPPERS ('12) found a partial division in Varanus and Alligator.

Chameleon has a single large nucleus for the seventh and ninth motor nerves if there is a ninth present. The rostral portion of this nucleus is adjacent to the caudal end of the ventro-lateral part of the fifth motor nucleus. The combined nucleus extends ventro-medially and caudally and ends at the rostral level of DEITERS nucleus.

Fig. 11 is taken through the more caudal part of the nucleus, where it is separated from that of the fifth. Many of the cells are of fusiform shape being expanded at the level of the nucleus and having long tapering ends, others have two processes at one end. The nucleus is oblong and the entire cell darkly stained. The long axis of these cells is ventro-lateral and dorso-medial while other cells of this nucleus which are located more ventrally, are much larger, multipolar, and lighter stained.

The fibres of the motor root of the facial nerve extend dorso-medially in the same direction as the long axis of the narrow cells and seem to be associated with these cells. I was unable to find the facial arising from one end and the glossopharyngeal from the other, but my specimens indicate the facial fibres originate throughout the entire nucleus. There is evidence, however, that the facial fibres originate from the narrow dark stained cells and perhaps the glossopharyngeal fibres come from the larger light stained cells.

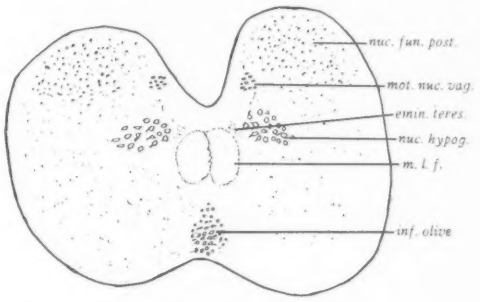


Fig. 12. Through the posterior funiculus. × 20.

Facial nerve (figs. 25, 26). From their origin the fibres pass dorso-medially and form a compact bundle at the dorso-lateral edge of the medial longitudinal fasciculus. They then go rostrally to the level of the trigeminal motor root, where they turn ventrally and curve laterally forming a cap of heavily myelinated fibres beneath the dorso-medial part of the trigeminal nucleus. The course of this nerve is the same as that found by Dr. BURR ('28 in Orthagoriscus, and I especially thank him for identifying it in my specimens. Lateral to the nucleus the facial fibres arch around the trigeminal nerve where they become dorsal and run parallel with it to the periphery. At the periphery the motor root is joined by the sensory root, both cross through the descending root of the fifth and make their exit with the combined roots of the trigeminal. The peripheral portion of the nerve continues with the trigeminal nerve until it approaches the semilunar ganglion, then the facial turns more rostrally and splits into two roots, the sensory entering the geniculate ganglion, the motor root passes nearby but has no contact with this nucleus.

Nuclei of the acoustic nerve (figs. 11, 29, 30, 33 to 35). HOLMES ('03) made a comparative study of these nuclei and BECCARI ('12) gave a description of them in Lacerta muralis.

N u c l e u s d o r s a l i s. The nucleus dorsalis of Chameleon is located caudal to the base of the cerebellum occupying the most rostral position of these three nuclei. It contains small round cells which intermingle with

VOL. 11 1930

those of the cerebellar nuclei anteriorly and the small sensory cells of the trigeminal nerve below. The dorsal nucleus receives most of the cochlear portion of the acoustic nerve. These cells give rise to many fibres that pass ventrally forming the stria medullare acoustica (fig. 26).

Nucleus laminaris. This nucleus has the same location in Chameleon as described by HOLMES ('03) for Alligator. Although the cells of this nucleus are not arranged in rows I will use the term laminaris to avoid confusion. This nucleus extends from the caudal part of the nucleus dorsalis and the ventral motor nucleus of the fifth caudally to the anterior end of the posterior funiculus. It is bounded below at its anterior end by the ventral vestibular nucleus, its middle and caudal ventral parts are adjacent to the tractus vestibulo-spinalis. It lies under the floor of the fourth ventricle in some places being separated from the ependyma by fibre tracts.

The nucleus consists of a few medium sized but mostly small multipolar and round cells. There are many fibres intermingled with the cells giving the nucleus a very characteristic appearance, so it is easily differentiated from surrounding areas. DE LANGE ('17) states this nucleus receives no primary fibres in Varanus, but HOLMES ('03) found primary fibres terminating in the nucleus laminaris in a number of reptiles. In Chameleon the nucleus laminaris receives many fibres direct from the anterior root, and sends secondary fibres through a commissure to its fellow of the opposite side, to the region of the superior olive, to the medial longitudinal fasciculus and to the cerebellum.

Nucleus ventralis (nucleus magnocellularis of DEITERS) (figs. 30, 33, 34). The cells of this nucleus are located mostly anterior to the nucleus laminaris, occupying the middle third of the medulla. The large and medium sized cells are multipolar and easily identified from the small cells of the nucleus laminaris. Although only about ten cells are seen to a section because of their extent they form a relatively large nucleus.

This nucleus receives large fasciculi from the anterior root and small bundles from the posterior root. It distributes to its fellow of the opposite side, to the nucleus laminaris, the superior olive, the medial longitudinal fasciculus, the cerebellum and the spinal cord.

Acoustic nerve (figs. 25, 26). JOUSTRA ('18) gave a brief account of this nerve in Chameleon and DE BURLET ('29) has recently made a comparative study of the labyrinth innervation. As my findings are similar to those of JOUSTRA nothing will be added to his description.

Superior olive (figs. 11, 26). This nucleus was described by KAPPERS ('21) as consisting of two parts. HUBER and CROSBY ('26) found this nucleus essentially the same in Alligator and intimately associated with the crossed and uncrossed fibres of the stria medullaris acoustica. In Chameleon the ventral small celled part is very evident (fig. 11) and can be traced through

a number of sections. In a transverse set stained by the PAL-WEIGERT method and counterstained with carmine the stria medullare acoustici fibres are seen concentrating in this section. I have no proof that new fibres originate here and enter the lateral lemniscus although probably that is the case.

Fasciculus solitarius (fig. 34). This fasciculus which is best seen in the sagittal series consists of small round cells, short fibres and deep staining neuropile. The rostral limit is directly behind the nucleus magnocellularis, it is bounded above by the tractus Deitero-spinalis and the nucleus laminaris, below by several descending pathways and caudally it is differentiated from the posterior funicular cells by its neuropile. The nucleus and fasciculus solitarius receives sensory fibres from the facial, and vagus nerves. Although there is a highly developed secondary visceral nucleus no connection could be found between it and the nucleus solitarius. Presumably the fibres are unmyelinated.

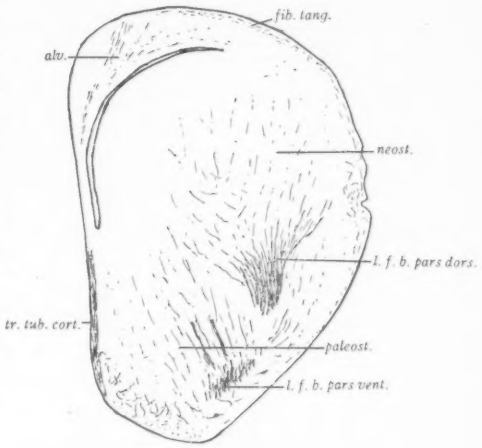


Fig. 13. This and succeeding drawings up to and including fig. 27 are in the transverse plane and are stained by the Pal-Weigert method. All sections are from the same animal and are 40 μ thick. This figure shows the origin of the two parts of the lateral forebrain bundle. × 20.

Although I have mentioned the possibility of some of the cells in the facial nucleus also belonging to the glossopharyngeal I am unable to find any fibres of that nerve.

Vagus nucleus and nerve (figs. 12, 27, 32) was described in reptilia by DE LANGE ('17), BLACK ('20), and KAPPERS ('21). The motor nucleus is located directly above the caudal and middle parts of the hypoglossal nucleus and is bounded above by the posterior funicular cells. The vagal cells are medium sized, and multipolar with their long axis parallel with that of the medulla. Fibres from the motor nucleus pass dorso-laterally toward the periphery where they join the sensory root. The sensory component passes inward, turns rostrally and terminates in the caudal end of the fasciculus solitarius.

Hypoglossal nucleus and nerve (figs. 12, 27, 31, 32, 34). Many authors have found but little differentiation of this nucleus in reptilia. LUBOSCH ('99, Testudo), KAPPERS ('12, Alligator, Varanus, Boa); BECCARI ('14, '22) found some differentiation in Lacerta; but DE LANGE ('17) found a high degree of differentiation in Chameleon.

My sagittal series show the hypoglossal as a long large celled nucleus clearly differentiated from the surrounding cells. A good idea of its extent can be seen in fig. 34. The cells are very large and multipolar with their

processes extending dorsally and ventrally. Their nucleus is large, round, and light stained with a deep stained nucleolus, the cytoplasm is full of Nissl bodies. From these cells many myelinated fibres pass directly ventral and make their exit by a series of small rootlets.

The reticular nuclei of the reptilian medulla have been described by VAN HOEVELL ('11) and BECCARI ('22). No attempt was made to analyze these cells in the present study.

Nucleus funiculi posterioris (figs. 12, 27, 31, 32, 34, 35). The posterior funiculus of Chameleon is very prominent, the dorsal and caudal part of the funiculus being capped by a broad and deep area of fibres which presumably are the homologues of the fasciculi gracialis and cuneatus in higher forms. Passing from the caudal to the rostral end of the funiculus these fibres progressively disappear. In preparations stained to show cells the entire area between the dorsally placed fibres and the hypoglossal nucleus ventrally, except the small area of motor vagal cells, is occupied by small round and irregular shaped cells. Laterally the funicular cells are bounded by the descending trigeminal root. It is adjacent rostrally to the caudal end of the fasciculus solitarius, from which it is easily differentiated by the latter having deep stained neuropile whereas the funicular area is very clear between the cells.

In transverse sections stained by the PAL-WEIGERT technique many fibres are seen passing ventrally from the clear area representing the location of the funicular cells. Part of the fibres which pass along the periphery decussate and turn rostrally in the ventro-medial position. Other fibres pass internal to these and some arch around the inner portion. All three groups of fibres reach the ventro-medial position to form the medial lemniscus.

FIBRE TRACTS.

Commissura anterior (figs. 3, 32). This commissure consists of the following components: (1) Many fibres connecting the cortex of the olfactory tubercle and the anterior olfactory nuclei of the two sides. These fibres form the most ventral part of the commissure. (2) Because of their unmyelinated nature no fibres of the tractus olfactorius intermedius could be traced to this commissure as described for Alligator (CROSBY, '17). (3) Many fibres in Chameleon cross through the commissure which connects the two archistriatica. This was drawn as a very large separate commissure by DE LANGE ('11) for Varanus, KAPPERS and THEUNISSEN ('08, Iguana) labelled it "Commissura Epistriatica". (4) Stria terminalis (commissural portion) described under heading stria terminalis, these fibres pass directly mesially and dorsal to the lateral forebrain bundle to the commissure, where they occupy the middle position.

Diagonal band of Broca. These fibres connect the region of the nucleus of the lateral olfactory tract, the ventro-medial and septal centers of the same side. The band passed ventral to the basal forebrain, where its fibres are easily differentiated from those of the medial forebrain bundle by their lighter staining.

The tractus tuberculo-corticalis (fig. 13), the tractus septo-corticalis, and tractus cortico-septalis present no difference from the descriptions of those of CROSBY ('17, Alligator), or CAIRNEY ('26, Sphenodon). CROSBY calls the septal area the parolfactory area, hence labels the above "tractus parolfacto-corticalis" and the other "tractus cortico-parolfactorius".

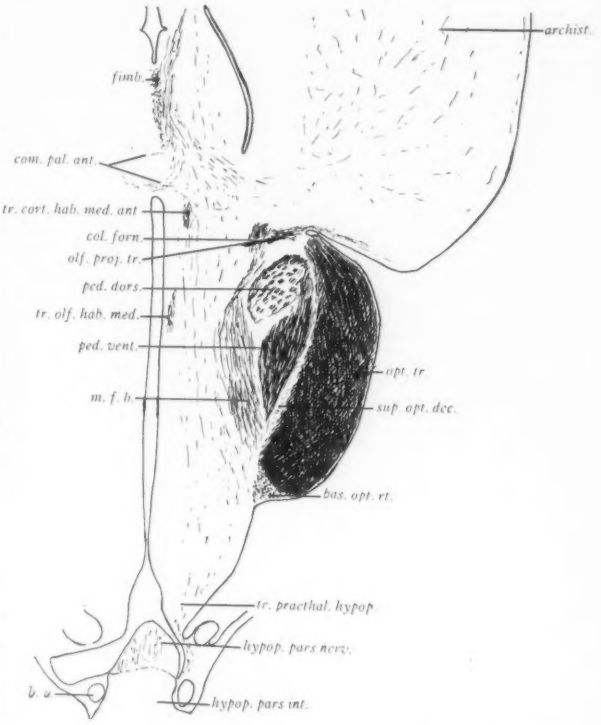


Fig. 14. A section showing the tracts at the level of the anterior pallial commissure. × 20.

Fimbria (Fig. 14). This bundle of fibres is located in the most dorsal part of the septum, immediately below the fissura hippocampi and is formed by fibres afferent to the hippocampus. These fibres come from the olfactory tubercle, septal nuclei, and the nucleus of the diagonal band. Most of the fibres are directed longitudinally and distribute to the hippocampus at various levels.

Anterior pallial commissure (figs. 3, 14, 32). This is a well developed commissure described by EDINGER ('96), which is located dorso-caudal to the anterior commissure and is surrounded by its nucleus. The foramen of MONRO intervenes between it and the posterior pallial commissure. Most of these pallial fibres come from the more rostral part of the hippocampus and occupy the medial part of the alveus. As indicated in fig. 14 this commissure consists of two loops.

Posterior pallial commissure (figs. 4, 16, 32, 33). This commissure is not found in all reptiles and was called the commissura abberans by ELLIOT SMITH ('03). This commissure, located above and behind the foramen of MONRO, derives its fibres from less than the caudal half of the hippocampal

VOL. 11 1930

and general cortex. Closely related to the true commissural fibres are those of the afferent part of the fimbria, which lies more medial and also crosses in the most dorsal part of the commissure. In the caudal pole the overlying hemispheres are separated from the diencephalon by the optic fibres. In fig. 6 the great increase of cortex is shown in contrast to the remnant of archistriatum. The caudal pole of the cortex has a great increase of hippocampal cells both of the ventro-medial and dorso-medial parts, and also cells of the general cortex from which large numbers of long fibres can be followed from both of these cell areas directly to the commissure.

Corpus callosum. Some authors, OSBORN ('87), UNGER ('06), JOHNSTON ('13), have considered part of the pallial fibres as callosal in nature. ELLIOT SMITH ('03) denies the existence of such fibres in reptilia. Although no fibres from the general cortex could be followed through the anterior pallial commissure many fibres from the caudal pole pass directly from the dorsal area of the opposite side. If we consider the dorsal area as neopallium then these fibres undoubtedly are true callosal fibres such as are found in mammals.

Stria terminalis. In the stria terminalis the following components have been recognized: (1) *Commissural portion* (fig. 3). Large numbers of lightly stained fibres are seen coursing in the substance of the pyriform cortex, some of which come from its dorsal part, more ventrally these fibres turn medially and are joined by many other light stained fibres coming from the nucleus of the lateral olfactory tract. These fibres pass directly medio-dorsal over the lateral forebrain bundle to the anterior commissure, where they occupy the middle position. (2) *Preoptic portion.* These are fibres connecting the caudal part of the preoptic nucleus with the ventro-lateral part of the dorso-lateral area, the pyriform lobe, and the nucleus of the lateral olfactory tract. The fibres pass over the dorsal surface of the lateral forebrain bundle. This tract is characterized by a very broad dense band of cells intermingled among the fibres and designated as the interstitial nucleus of the stria terminalis.

Alveus (figs. 13, 33, 34). The fibræ profunda of KAPPERS ('21). Throughout its extent the areas of the cortex are brought into association with each other through these fibres. They are located mostly between the dorsal and ventral small cell sheet of cells. An adequate interpretation of these fibres is dependent on silver preparations. Medially the alveus contributes fibres to the hippocampal cortex, the septum, and the commissure fibres to the two pallial commissuræ, especially the posterior.

Fibræ tangentiales (fig. 13). The fibræ superficiales of KAPPERS ('21). These are association fibres on the external surface of the hippocampus and extend dorsally superficial to the dorsal cortex. These fibres bring about

correlation between the hippocampus, the dorsal cortex, and the pyriform cortex. Ventrally they cannot be differentiated from fibres forming the tractus septo-corticalis. In Chameleon these fibres are very few ventrally but become more numerous in the dorsal position and are well developed laterally as far as the pyriform lobe. As shown by KAPPERS ('21, fig. 530) there is a communication between these fibres and those of the alveus. These communicating fibres were called by UNGER ('06) and KAPPERS ('12) the fibræ perforantes, by KAPPERS and THEUNISSEN ('08) fibræ separans. The above authors used these fibres as a landmark separating the fascia dentata and the "Ammonsrinde". In Chameleon they form a boundary between the hippocampus dorso-medialis and the general cortex.

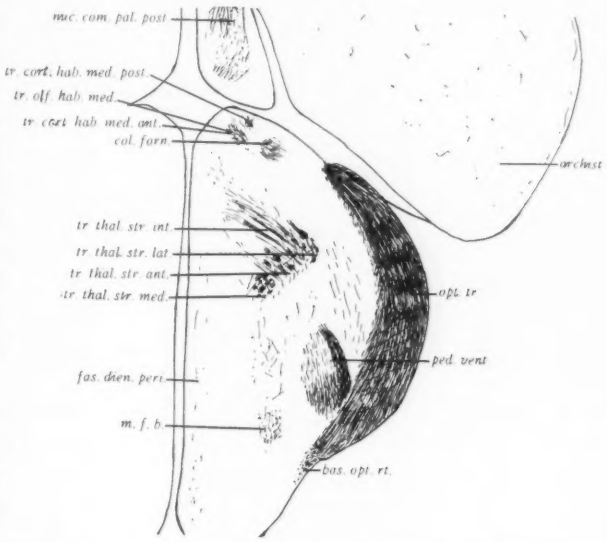


Fig. 15. A section through the rostral part of the thalamic area. × 20.

Fornix. In Chameleon the fornix consists of the following components: fibres that pass through the pallial commissures, the columns of the fornix, and the fornix longus. (1.) As some authors suggest, the term *commissura fornicis* is also a good term for those components that connect the two hippocampal areas. This component was described under the two pallial commissures. (2) *Fornix longus.* CROSBY ('26) has suggested this term for similar fibres in Alligator. These fibres, as in Alligator, are located in front of the commissure, they come from the alveus lying between the hippocampus and the ventricle. These fibres come from the hippocampus and pass through the medial septal area and there are intermingled with fibres of the medial forebrain bundle going with it to the hypothalamus. As most of the alveus fibres are efferent it would indicate that impulses are conducted from the hippocampus to the hypothalamus. (3) *Columna fornicis* (figs. 14 to 16, 30). These seem to be fibres described by CAIRNEY ('26, Sphenodon) as the middle part of the stria medullaris. They come from the hippocampus and also the nucleus of the posterior pallial commissure. At the level of the posterior pallial commissure many fibres enter the commissure, but some heavily myelinated

VOL. 11 1930

fibres pass ventrally into the stria medullaris between its medial and lateral parts and instead of ending in the habenula passes ventral to that structure. More rostrally in fig. 14 the tract is separated from the stria medullaris and joined by the olfactory projection tract of CAJAL. The two pass ventro-medial to the lateral forebrain bundle, then pass into the medial forebrain bundle, where some turn caudally while other fibres go direct to the hypothalamus. At this point these two tracts are intermingled with the medial forebrain bundle and their more caudal course will be described with that bundle.

Tractus cortico-habenularis medialis anterior (figs. 14, 15). These are crossed and uncrossed fibres from the ventral part of the hippocampus. These fibres are a part of a large system of fibres which split at the level of the anterior pallial commissure, the more medial part forming most of the commissure; the middle group continues ventrally along the midline to form the fornix and the lateral group turns caudalward to form the above tract. This tract is easily followed in hematoxylin eosin stained sections by the deep pink stained fibres intermingled among very small dark stained cells.

Tractus cortico-habenularis medialis posterior (fig. 15). At the level of the posterior pallial commissure many fibres from the hippocampus converge to form a compact mass. The more dorso-medial fibres form the commissure, the ventro-lateral fibres pass ventrally, the majority do not stop in the stria medullaris but pass ventrally as the columns of the fornix, but a small bundle of the more medial of these fibres turns toward the midline and terminates in the dorso-medial part of the habenular nucleus and should be called tractus corticalis habenularis medialis posterior in contradistinction to those fibres from the level of the anterior commissure.

Tractus olfacto-habenularis medialis (figs. 14, 15). This component of the stria medullaris is practically the same as described by CROSBY ('17) and also by CAIRNEY ('26). The fibres originate throughout most of the length of the nucleus preopticus and ascend nearer to the ventricle than the forebrain bundles. They join fibres of the tractus cortico-habenularis medialis and together they enter the habenular nucleus forming the more medial component of the stria medullaris.

Olfactory projection tract of CAJAL (fig. 14) was described in Turtle by JOHNSTON ('15), and in Alligator by CROSBY ('17). This is primarily a tract connecting the nucleus of the lateral olfactory tract, pyriform cortex, and the ventro-medial nucleus to the hypothalamus, and some points farther caudal. These fibres pass through the ventro-lateral hemisphere dorsal to the lateral forebrain bundle (fig. 14) and join the columns of the fornix at its lateral edge, from this point the combined tracts pass ventrally and their fibres become intermingled with those of the medial forebrain bundle. For a further description of these combined tracts see the description of the

VOL. 11 1930

medial forebrain bundle. I was unable to find a ventral olfactory projection tract as described for Alligator by CROSBY ('17).

Medial forebrain bundle (figs. 3 to 6, 14 to 18, 30 to 32). This bundle comes from the two parts of the septal area, those from the medial septal nucleus are found in the more rostral sections and fibres from the lateral septal nucleus more caudally. These fibres pass ventro-laterally and reach a position medial to the lateral forebrain bundle. The medial bundle fibres are fine and lightly myelinated, whereas those of the lateral are coarse and more heavily medullated. At the level of the anterior pallial commissure the medial forebrain bundle is joined by fibres of the columns of the fornix and the olfactory projection tract of CAJAL (fig. 14). In the same figure some fibres from this region are seen passing far ventrally to enter the pars nervosa of the hypophysis. From this level caudalward these combined tracts the medial forebrain bundle, the columns of the fornix, and the olfactory projection tract of CAJAL are intermingled but are separated from the lateral forebrain bundle (figs. 14 to 16).

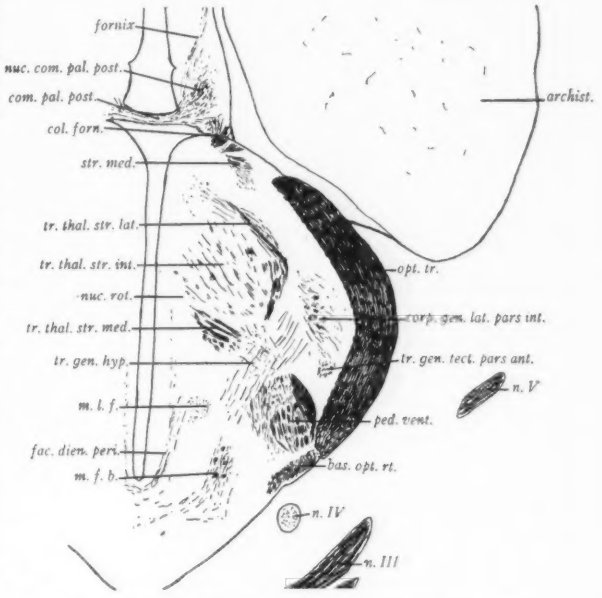


Fig. 16. A section demonstrating tracts at the level of the nucleus rotundus. × 20.

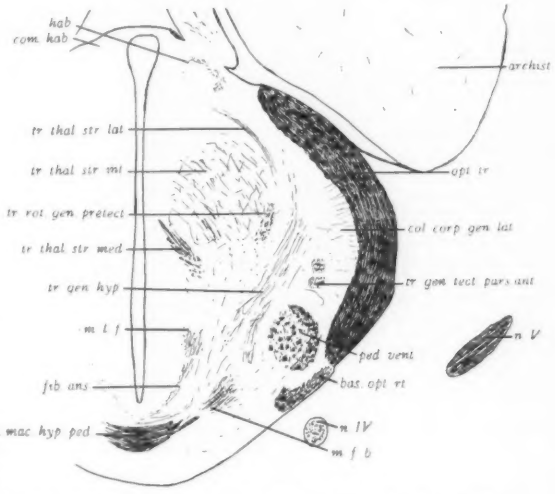


Fig. 17. A section taken at the level of the habenular commissure. × 20.

Part of the combined tracts terminate in the nucleus lateralis hypothalami and the nucleus ventralis hypothalami, but the majority terminate

in the nucleus periventricularis and the mammillary bodies. None of these fibres go to the nucleus macrocellularis or microcellularis of the hypothalamus. Some of the medial forebrain fibres turn dorso-caudally to terminate in the tegmental region and the optic tectum. Although these tracts are described as conducting to the hypothalamus, it must be born in mind that conduction most probably takes place in both directions.

Lateral forebrain bundle (figs. 2 to 7, 13 to 20, 29, 33). This large bundle of heavily medullated fibres is seen in rostral sections as having two components, one coming from the ventral area and the other from the dorso-lateral area. After joining each other at the anterior level of the optic chiasm they continue together for 600 μ, after which they gradually separate again with the more dorsal part in relation with the thalamus and the ventral part in relation with the hypothalamic area. The dorsal tract was called the dorsal peduncle by KAPPERS ('21) and shown by him in figs. 461, 462, and the ventral tract the ventral peduncle. The ventral part was also called tractus strio-hypothalamicus by GISI ('07) and DE LANGE ('12). Most authors after the work of CAJAL ('96) on Chameleon have considered the dorsal peduncle as afferent to the striatum, hence the name thalamo-striatal and the ventral peduncle as efferent, hence the name strio-hypothalamicus. The ventral peduncle as I shall use it only includes the ventral portion of the lateral forebrain bundle and does not include that part of the medial forebrain bundle going to the hypothalamus as used by CAIRNEY ('26, page 296).

Pedunculus dorsalis (figs. 4, 14, 29, 33, 34). PAL-WEIGERT sections counterstained with carmine show in rostral sections fibres of the dorsal peduncle spreading out through the dorso-lateral area, especially that part designated in figs. 13, 29, 33 as the neostriatum. Note in fig. 14 that no fibres are in relation with the dorso-medial part which contains very characteristic large cells and probably do not belong to the neostriatum. In the most rostral section some fibres are seen curving dorso-laterally to enter the dorsal cortex (fig. 29). This part has been called by KAPPERS ('21) the tractus thalamo-corticalis anterior. After joining the ventral peduncle the two always maintain their dorsal and ventral position. In fig. 14 the two parts are again separating, after which the dorsal peduncle is split up into a number of smaller tracts. CAJAL ('96) has shown in Chameleon by the use of silver impregnations that most of these fibres have their origin in the thalamus hence they conduct somatic impulses to the striatum.

Tractus thalamo-striatalis anterior (fig. 15). In levels where the dorsal peduncle splits off from the ventral peduncle some fibres are given off to the cells directly dorsal and through which the main bundle passes toward the nucleus rotundus. These cells belong to the nucleus dorso-lateralis anterior. This nucleus and its fibre connections are relatively unimportant as com-

pared with the same connections as described for Alligator by HUBER and CROSBY ('26).

Tractus thalamo-striatalis medialis (figs. 6, 15 to 18, 30, 32). This forms a large component which passes along the ventro-medial border of the nucleus rotundus. As it passes caudally its fibres terminate in the nucleus rotundus, the nucleus medialis anterior, the nucleus medialis posterior and the nucleus postero-centralis.

Tractus thalamo-striatalis intermedius (figs. 5, 15 to 17, 30, 32, 33). As the dorsal peduncle fibres approach the nucleus rotundus many of them radiate in all directions terminating in cells of the nucleus medialis anterior and with that nucleus form a cap over the rostral end of the nucleus rotundus. Most of these fibres, however, pass directly into the substance of the nucleus rotundus and terminate there or in the nucleus dorso-medialis anterior.

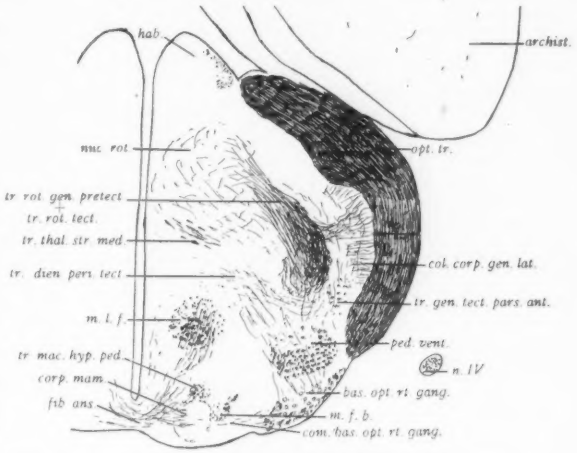


Fig. 18. A section showing the origin of the rotundo-tectal pathway. × 20.

Tractus thalamo-striatalis lateralis (figs. 15 to 17). This component is seen rostral to the nucleus rotundus as a compact bundle in the lateral position. As the nucleus rotundus enlarges this tract arches around its lateral boundary forming a cap for that side. Many of the fibres enter the lateral part of the nucleus rotundus and others pass dorso-medially around the nucleus rotundus and terminate in the nucleus dorso-medialis anterior thalami.

Pedunculus ventralis (figs. 4 to 8, 14 to 20, 29, 33, 34). In sagittal sections (fig. 33) many of these fibres are seen throughout their entire length extending from their origin in the neostriatum, but chiefly from the paleostriatum, to the hypothalamic region. After separating from the dorsal peduncle the ventral peduncle continues caudally as a compact bundle into the diencephalon, where part of it terminates in the nucleus entopeduncularis and part splits into a number of smaller tracts. As the ventral peduncle passes through the hypothalamus it distributes to its ventral, periventricular, and lateral nuclei. Many of these fibres end in two large nuclear masses (figs. 29, 33), the nucleus macrocellularis and nucleus microcellularis hypothalami. Beyond the hypothalamus the following tracts are formed:

VOL. 11 1930

Tractus strio-tegmentalis ventralis. This is the large bundle of fibres in figs. 29, 34 directly above the basal optic root ganglion that terminates in the nucleus entopeduncularis.

Tractus strio-rubralis (fig. 29). Some of the fibres pass through the nucleus entopeduncularis and terminate in the nucleus ruber. A small bundle of striatal fibres pass beyond the nucleus ruber and are lost at the base of the cerebellum. Although the strio-rubral component is relatively small it is very significant, for it is the forerunner of that important system in higher forms of animals.

Tractus strio-tegmentalis dorsalis. As the ventral peduncle fibres pass from the level of the nucleus macrocellularis to the nucleus entopeduncularis many of them turn dorsally and distribute to the entire tegmental region between the ganglion isthmi caudally and the nucleus geniculo-pretectalis rostrally. Many of the fibres turn mesially to end around cells of the nucleus motorius tegmenti.

Tractus strio-mesencephalicus profundus (fig. 29). Many of the fibres pass beyond the tegmental area and enter the nucleus profundus mesencephali, thereby also bringing that important coordinating nucleus under the influence of the striatum.

Tractus isthmio-striatalis. EDINGER ('99) found this tract in Varanus and Chelone. Although striatal fibres approach the ganglion isthmi in Chameleon none could be traced into that ganglion.

Tractus strio-tectalis (fig. 29). The more rostral of the dorsally coursing ventral peduncle fibres arch around the caudal edge of the tractus rotundo-tectalis and enter the deep layers of the optic tectum.

Tractus cortico-rotundus (fig. 30). In addition to connections with the forebrain through the lateral forebrain bundle the nucleus rotundus receives a component from the most caudal part of the cortex. A well medullated path can be followed from the dorso-medial cortex, in front of the habenular nucleus, through the stria medullaris and the thalamic nuclei to enter the lower frontal part of the nucleus rotundus.

Tractus habenulo-tectalis (fig. 32). The caudal part of the habenular nucleus is connected by a broad system of very fine poorly medullated fibres that pass directly caudalward and enter the area of fibres constituting the commissure of the tectum where they are lost among the commissural fibres.

Tractus habenulo-rotundus (fig. 32). In sections where the fasciculus retroflexus passes behind the nucleus rotundus a system of finer fibres is seen lying directly in front of it. The finer fibres take their origin from the under frontal surface of the habenular nucleus and spread out through the upper caudal part of the nucleus rotundus.

Tractus habenulo-peduncularis or *fasciculus retro-flexus* of MEYNERT (figs. 6 to 8, 19, 31, 32). This tract is extremely large in the Chameleon and

consists of large, coarse, heavily myelinated fibres, whereas, in Sphenodon they are unmyelinated (CAIRNEY, '26). Most of the fibres originate in the medial part of the habenula and make their exit from the ventral and caudal parts of the nucleus. They pass near the nucleus rotundus close to its caudal border, where some of the fibres pass among the more caudal cells of this nucleus. All these fibres appear to terminate in the nucleus interpeduncularis.

Tractus rotundo-geniculo-pretectalis (figs. 17 to 19). This tract is part of a broad system of fibres passing dorso-caudally from the nucleus rotundus. The fibres leave the lateral border of the caudal part of the nucleus rotundus and as they approach the optic tract they turn sharply caudalward. These fibres spread out through practically all of the substance of the nucleus geniculo-pretectalis but are most abundant in its ventro-lateral portion. Many other fibres sweep around the end of the nucleus geniculo-pretectalis and turn dorso-caudally.

Tractus rotundo-mesencephalicus profundus (fig. 35). The rotundal fibres after passing caudally to the nucleus geniculo-pretectalis turn dorsally and form a broad connection with the nucleus profundus mesencephali. Although many of these fibres approach the ganglion isthmi

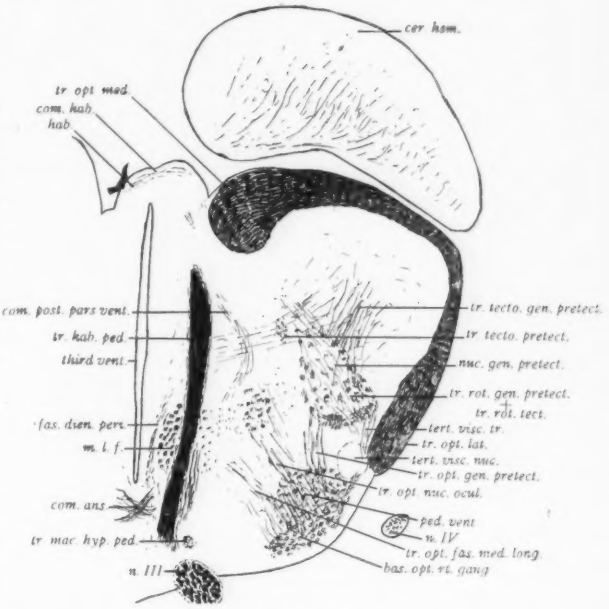


Fig. 19. A figure demonstrating the large tractus habenulo-peduncularis. × 20.

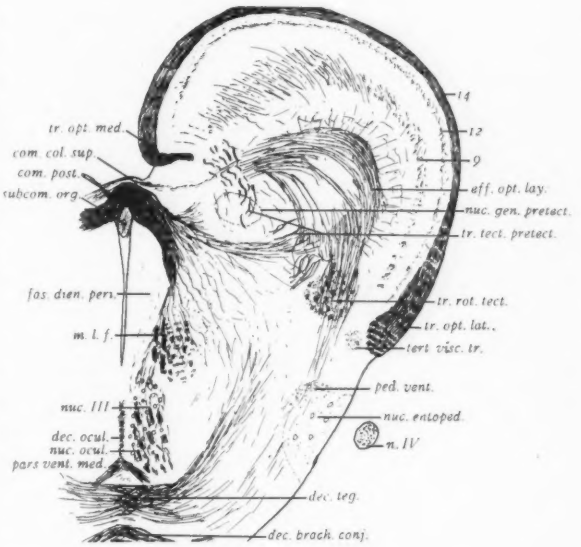


Fig. 20. This figure shows the posterior commissure. × 20.

none actually enter this nucleus. LARSELL ('24) found a tractus isthmio-thalamicus in the frog.

Tractus rotundo-tectalis (figs. 18 to 20, 29, 35). Many of the above fibres turn dorsally and somewhat forward to enter the deep layers of the optic tectum.

Tractus tecto-rotundus (fig. 30). Most of these fibres originate in the middle layers of the optic tectum and form several strands of very large coarse fibres and more anteriorly a broad area of fine fibres. All the fibres turn ventrally and at the level of the head of the nucleus geniculo-pretectalis turn forward, the fine fibres passing in front of this nucleus, some coarse strands arch around its caudal and inferior borders, others pass directly through its substance. Many of the fibres stop in these regions, but many others continue forward and enter the posterior surface of the nucleus rotundus.

Tractus postero-centralis thalami tectalis. Many fibres have their origin in the large cell area labelled nucleus postero-centralis thalami. These fibres pass caudally and laterally crossing the tractus habenulo-peduncularis to enter the tectum. I am unable to say if any of these fibres are connected with the nucleus medialis anterior and the nucleus medialis posterior as found by HUBER and CROSBY ('26) in Alligator.

Tractus tecto-pretectalis (figs. 19, 20, 30). This tract is seen as two large bundles of fibres, one coming from the ventral portion of the deep tectal layers, the other from the dorsal deep tectal layers. These two parts (fig. 20) are very striking, for their fibres are very coarse and heavily medullated. The fibres pass through and around the nucleus geniculo-pretectalis, turn sharply rostral and come together as a single tract to enter the nucleus pretectalis. Many of the finer fibres of this path are part of the tractus tecto-rotundus.

Tractus geniculo-pretecto-tectalis. The nucleus geniculo-pretectalis is very highly developed and apparently is an important relay station between the very large nucleus rotundus and the optic tectum. The tractus rotundo-geniculo-pretectalis terminates in its ventro-lateral large celled area and from there numerous fibres pass to the deep layers of the posterior part of the optic tectum.

Tractus geniculo-tectalis (figs. 16 to 18, 28, 29). As the optic tract passes on its way to the tectum most of its inner border at the level of the nucleus rotundus is adjacent to the lateral geniculate body. Numerous collaterals are received from the optic tract and many other fibres go between the lateral geniculate and the optic tectum. The fibres between the geniculate bodies and the optic tectum are well seen in sagittal sections. Laterally the fibres are seen passing diffusely between the three parts of the lateral geniculate and

the tectum. More medial a bundle of fibres passes from the anterior end of the ventral part of the lateral geniculate and enters the under surface of the tectum. This is the tract seen in transverse sections which appeared to course back to the tectum with the optic bundle. This might be called tractus geniculo-tectalis anterior. A larger tract curves dorsocaudally until just anterior to the large celled part of the nucleus geniculo-pretectalis they turn dorso-anteriorly to enter the deep part of the tectum. This is the tractus geniculo-tectalis intermedius. Other fibres leave the caudal angle of the ventral portion of the lateral geniculate. These fibres join those of the tractus rotundo-tectalis and go with this tract to the tectum. This is labelled tractus geniculo-tectalis posterior.

Tractus geniculo-hypothalamicus (figs. 16, 17). This pathway is composed of a broad area of diffuse fibres originating in the dorso-anterior part of the cellular layer of the middle

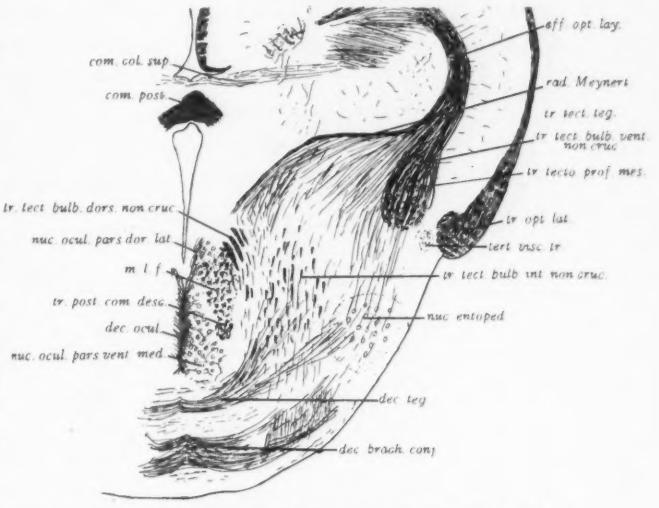


Fig. 21. A section through the decussation of the brachium conjunctivum, the decussation of the tegmento-bulbar fibres, and the origin of the tecto-bulbar system. × 20.

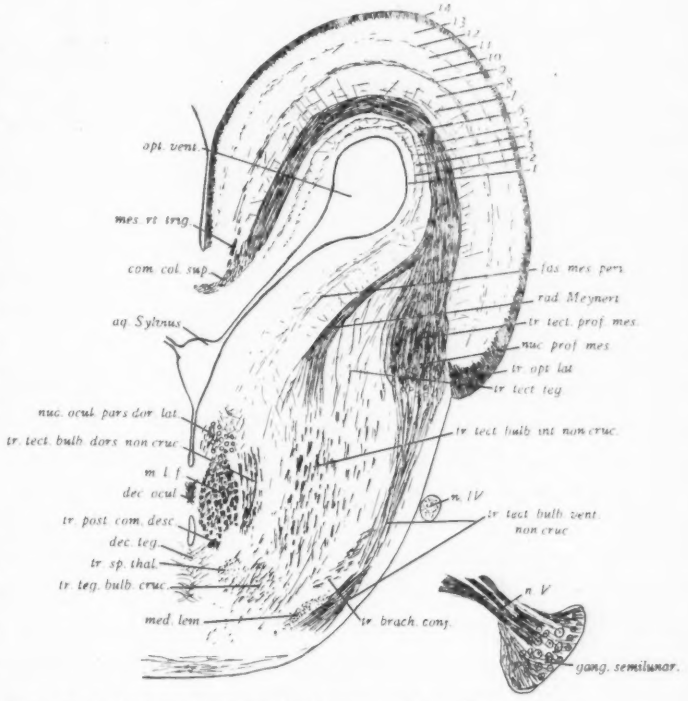


Fig. 22. A section showing the layers of the optic tectum, the tecto-bulbar, and the tegmento-bulbar systems. × 20.

lateral geniculate body with also a few fibres from the molecular layer. This broad band of fibres spreads over most of the area between the nucleus rotundus dorsally and the ventral peduncle of the lateral forebrain bundle ventrally. Many of the fibres terminate medial to the ventral peduncle in the lateral hypothalamic nucleus, others continue more medially and ventrally to the nucleus periventricularis hypothalami. Some of these fibres cross to

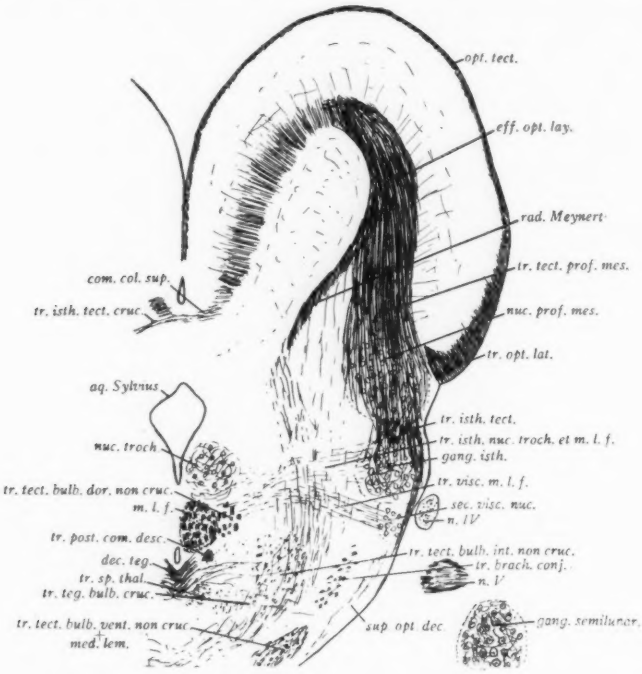


Fig. 23. A section demonstrating the pathways at the level of the nucleus profundus mesencephali. × 20.

the opposite side before terminating in the hypothalamic nuclei. There is some evidence part of these fibres enter or leave the medial forebrain bundle.

Fasciculus diencephalicus periventricularis (figs. 15, 16, 19, 20). This is a system of fine poorly myelinated fibres surrounding the third ventricle. Caudally it is intermingled with the fibres of the mesencephalic periventricular system. HUBER and CROSBY ('26) described this system in Alligator and CAIRNEY ('26) in Sphenodon. In Chameleon these fibres connect most of the nuclear masses, adjacent to the ventricle, to one another. This system brings the more medial thalamic nuclei such as nucleus dorso-medialis anterior thalami, nucleus rotundus, nucleus anterior and posterior medialis thalami into relation with one another on the one hand and on the other with the

nucleus periventricularis hypothalami. Throughout the diencephalon these fibres are seen crossing ventrally, another part of these fibres turns laterally (fig. 18) and joined by fibres from the nucleus dorso-lateralis anterior thalami pass into the region of the lateral geniculate, where they are lost. This may be the tractus tecto-thalamicus dorso-lateralis of HUBER and CROSBY ('26).

Tractus prethalamo-hypophyseos (fig. 14). Many fibres pass ventrally from the area of fibres composed of medial forebrain bundle, columns of the fornix and the olfactory projection tract of CAJAL which pass through the wall of the tuber cinereum and into the pars nervosa. KAPPERS (Tabulæ Anatomo-Comparativæ Cerebri) figures a small tract originating in front of the optic chiasma which courses immediately above the medial forebrain bundle and terminates in the hypothalamic nuclei. Although he does not indicate fibres entering the hypophysis the name certainly suggests such a relationship.

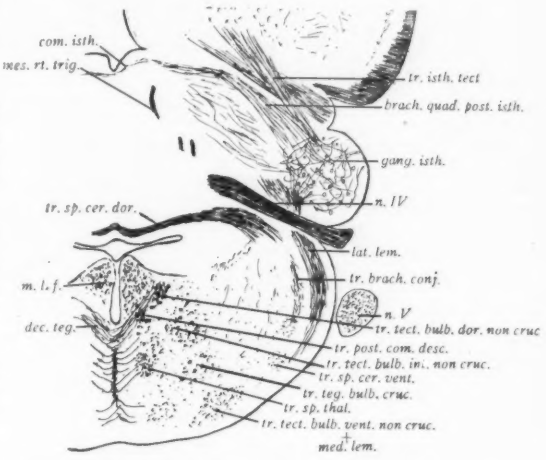


Fig. 24. A section showing connections of the ganglion isthmi and tracts at the level of the ganglion isthmi. × 20.

Supraoptic decussation (figs. 4, 14, 28 to 32). As most of these fibres are unmyelinated no description will be attempted with the present material.

Basal optic root ganglion secondary pathways (figs. 18, 19, 28) go to a number of centers. BECCARI ('22) described a few secondary connections.

Tractus optico-fasciculus longitudinalis medialis (fig. 19). The basal optic root ganglion fibres to the medial longitudinal fasciculus are best seen in the transverse plane where they leave its medial end to pass dorso-medially and enter the fasciculus along its lateral border.

Tractus optico-tegmentalis. Many fibres course dorsally from the ganglion and terminate among the various types of cells in the tegmental area.

Tractus optico-nucleus profundus mesencephali (fig. 28). Instead of stopping in the tegmentum many fibres pass through it and terminate in the nucleus profundus mesencephali.

Tractus optico-geniculo-pretectalis (fig. 19). One of the largest connections of the basal optic root ganglion is with the large celled part of the nucleus geniculo-pretectalis.

Tractus optico-lentiformis (fig. 28). This is a pathway consisting of a few fibres that can be seen in the sagittal plane throughout their course.

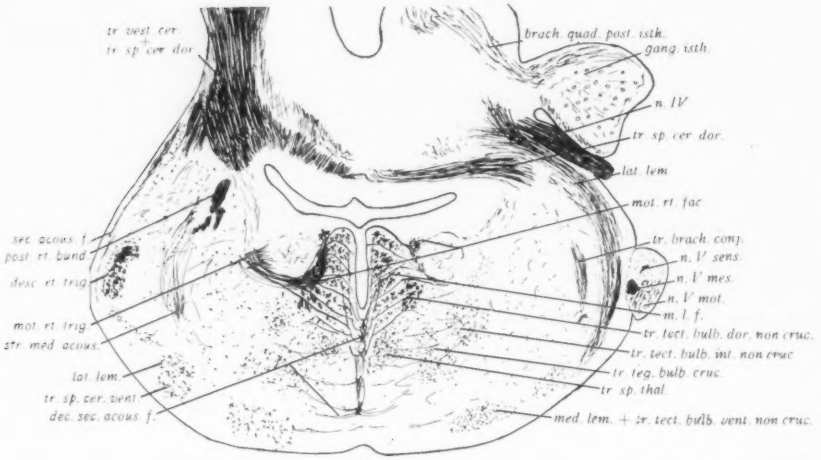


Fig. 25. A figure showing the tracts at the level of the caudal part of the ganglion isthmi. × 20.

From their origin the fibres form an arch, with the convexity dorsally, which pass through the fibres of the brachium medialis tecti to enter the nucleus.

Tractus optico-geniculatus (fig. 28). Although a few fibres connect the basal optic ganglion with the inferior lateral geniculate most of the fibres terminate in the cellular portion of the middle lateral geniculate body.

In addition to the numerous connections described a well defined bundle of fibres passes between the basal optic root ganglion and the supraoptic decussation. These fibres are labelled in fig. 28.

Retroinfundibular decussation. The retroinfundibular decussation was described by EDINGER ('99). He figures one component which is unlabelled in Lacerta (Plate 3, fig. 7) connecting the two ectomammillary ganglia which

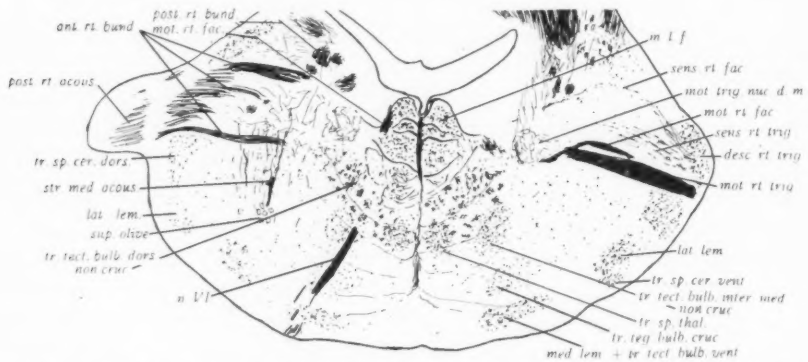


Fig. 26. A section showing the ending of the acoustic nerve, and the origin of the fifth, sixth, and seventh nerves. × 20.

more recent investigators have called the basal optic root ganglion. A similar component is seen in Chameleon (fig. 18).

Fibræ ansulatæ connecting the two medial longitudinal fasciculi form the most dorsal component (figs. 17 to 19) of the retroinfundibular crossing. Other fibres come through the area between the medial longitudinal fasciculus and when traced back they are seen to originate from the lateral geniculate bodies. EDINGER described a thalamic part, but I am unable to find such a component in Chameleon.

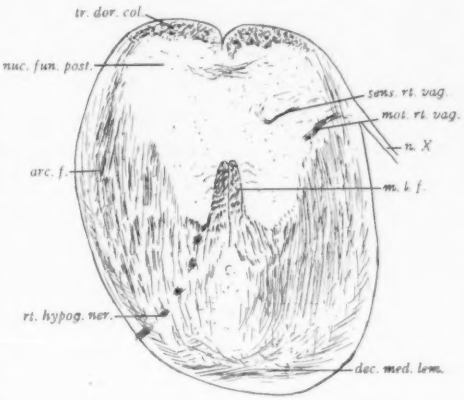


Fig. 27. A figure showing the origin of the medial lemniscus, and the parts of the vagus nerve. × 20.

A few fibres from the mammillary body cross to the opposite side and are joined by others which are uncrossed and together they descend as a poorly defined bundle becoming lost in the interpeduncular region. This appears to be a tractus mammillo-peduncularis.

The chief component of the retroinfundibular decussation is a tract originating in the nucleus macrocellularis hypothalami. These fibres are very heavily medullated and form a small round compact bundle of fibres as seen

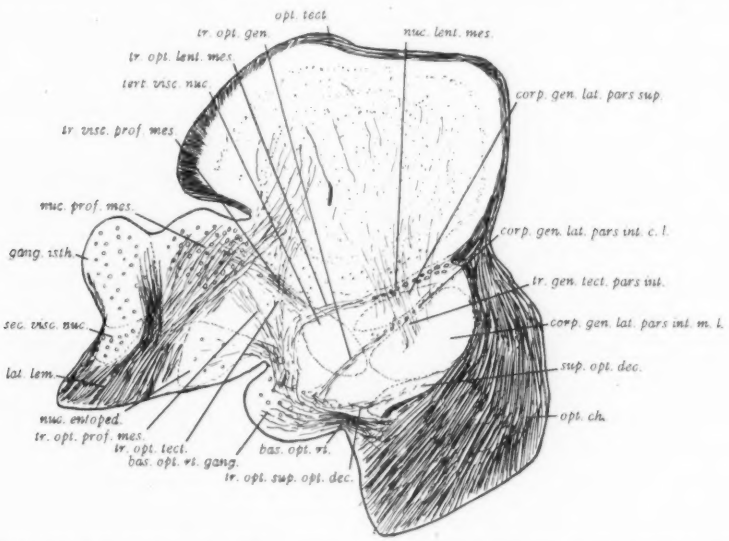


Fig. 28. This and the following sections are 20 μ thick, and are cut in the sagittal plane. All sections are in sequence and are from the same animal. This material was stained by the Pal-Weigert method and counterstained with carmine. This figure shows the secondary pathway of the basal optic root ganglion. × 20.

VOL. 11 1930

in transverse sections (figs. 7, 8, 17 to 19). In sagittal sections (fig. 31) it can be followed into the interpeduncular region. This tract is labelled tractus nucleus macrocellularis hypothalamo-peduncularis.

Tractus tecto-bulbaris (figs. 22 to 26). DE LANGE ('10) in degeneration experiments proved these are descending pathways in the rabbit. This author later ('13) studied these tracts in Varanus and found dorsal and ventral parts each with a crossed and an uncrossed component. HUBER and CROSBY ('26) found similar components in the Alligator.

Radiations of MEYNERT (figs. 21 to 23). This is a broad system of fibres in Chameleon that originates chiefly from the efferent optic layer and course along the outer margin of the periventricular grey sending numerous collaterals to the periventricular substance and also many into the tegmentum. This broad group of ventro-medially coursing fibres is very compact laterally but spreads out medially. The radiations of MEYNERT have three terminals; many end among cells of the tegmental area, many others when they reach the medial longitudinal fasciculus turn caudally forming an uncrossed component and a smaller part of the fibres decussate below the medial longitudinal fasciculus.

Tractus tecto-tegmentalis (figs. 21, 22) is not really a tract but a broad system of fibres passing from the radiations of MEYNERT and from the more ventral optic fibres to the tegmentum. As many tectal fibres terminate in the tegmentum new axons from the tegmental cells relay the impulses to caudal centers, so that the tegmento-bulbar partly displaces the tecto-bulbar system.

Tractus tecto-bulbaris dorsalis non cruciatus (figs. 21 to 26). This tract was described by KAPPERS ('21) as fasciculus prædorsalis. As the fibres from the radiations of MEYNERT approach the medial longitudinal fasciculus, many of them turn caudally occupying a position dorso-lateral to that fasciculus. As the two systems pass caudally the tectal bundle shifts more ventrally and can be followed along the ventro-lateral border of the fasciculus back into the medulla.

Tractus tecto-bulbaris dorsalis cruciatus. CAJAL ('96) figures this tract in the Chameleon. This system is small in comparison with many other reptiles previously described. Some of the fibres decussate ventral to the medial longitudinal fasciculus but soon become lost among the extensive tegmento-bulbar fibres. It is very probable they pass caudally to the region of the medulla among the tegmental fibres.

Tractus tecto-bulbaris ventralis non cruciatus (figs. 21 to 26). Many of the efferent fibres from the optic tectum pass ventrally to form the ventral tecto-bulbar system. Previous investigators, DE LANGE ('13), HUBER and

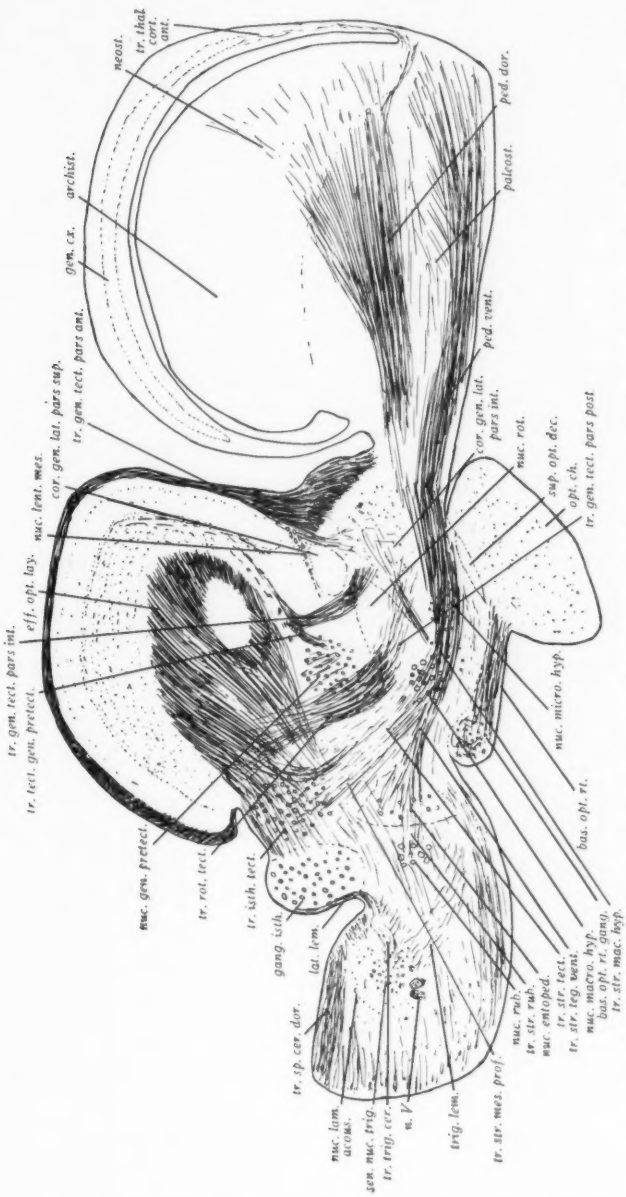


Fig. 29. This figure shows the distribution of the ventral peduncle and the geniculo-tectal pathways. × 20.

Crosby ('26), have found both crossed and uncrossed components. These fibres pass along the periphery to a ventral position, where they turn caudalward. They mingle with fibres from the spinal cord and medulla which have a more rostral distribution and belong to the medial lemniscus.

I am unable to find any of the ventral fibres decussating hence have no tractus tecto-bulbaris ventralis cruciatus.

Tractus tecto-bulbaris intermedius non cruciatus (figs. 21 to 26). These fibres occupy a broad area in the central part of the tegmentum at the level of the oculomotor nucleus. The intermediate tecto-bulbar fibres turn caudally

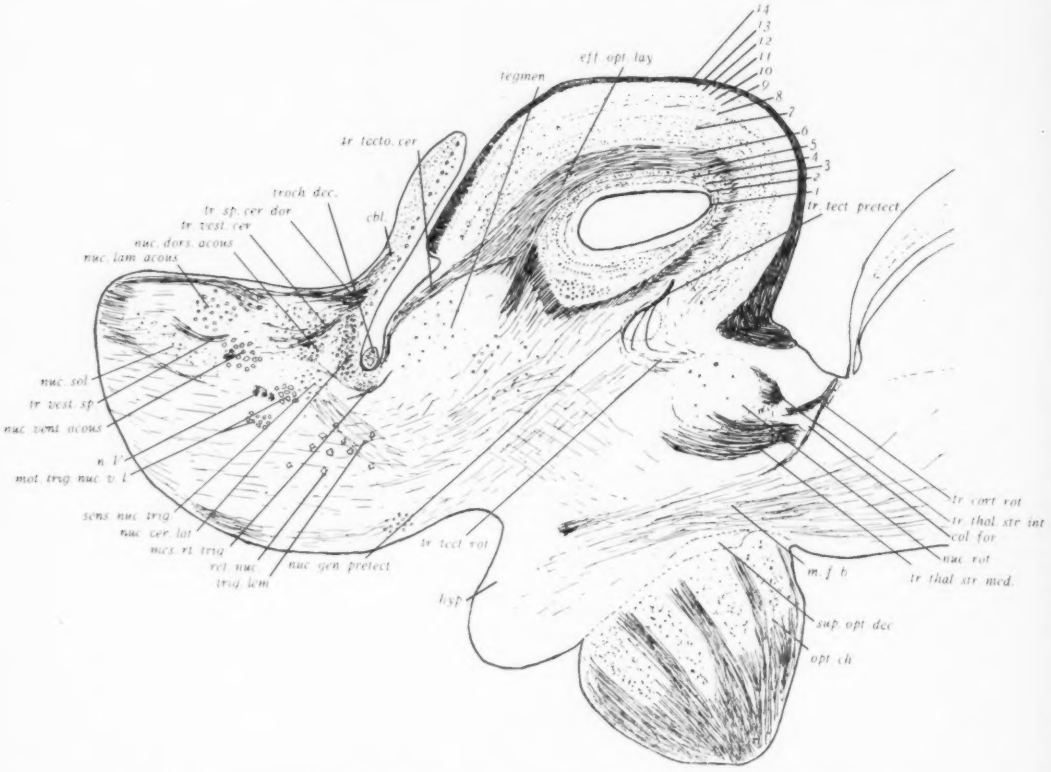


Fig. 30. A section showing the medial forebrain bundle and other pathways. × 20.

and form a large tract located lateral to the crossed tegmento-bulbar pathway which can be followed into the spinal cord.

Tractus tegmento-bulbaris et spinalis cruciatus (figs. 22 to 26). As stated before many of the tectal fibres terminate among the cells of the tegmental area and new fibres originate from its dorsal and lateral parts and pass ventro-medially. The decussating tegmental fibres are seen at the anterior level of the posterior commissure directly below the oculomotor nucleus. At the same level the brachium conjunctivum decussation occupies the ventral position. The dorsal tegmental decussation continues as a system of heavily myelinated fibres to the level of the trochlear nucleus. After decussating this

VOL.
11
1930

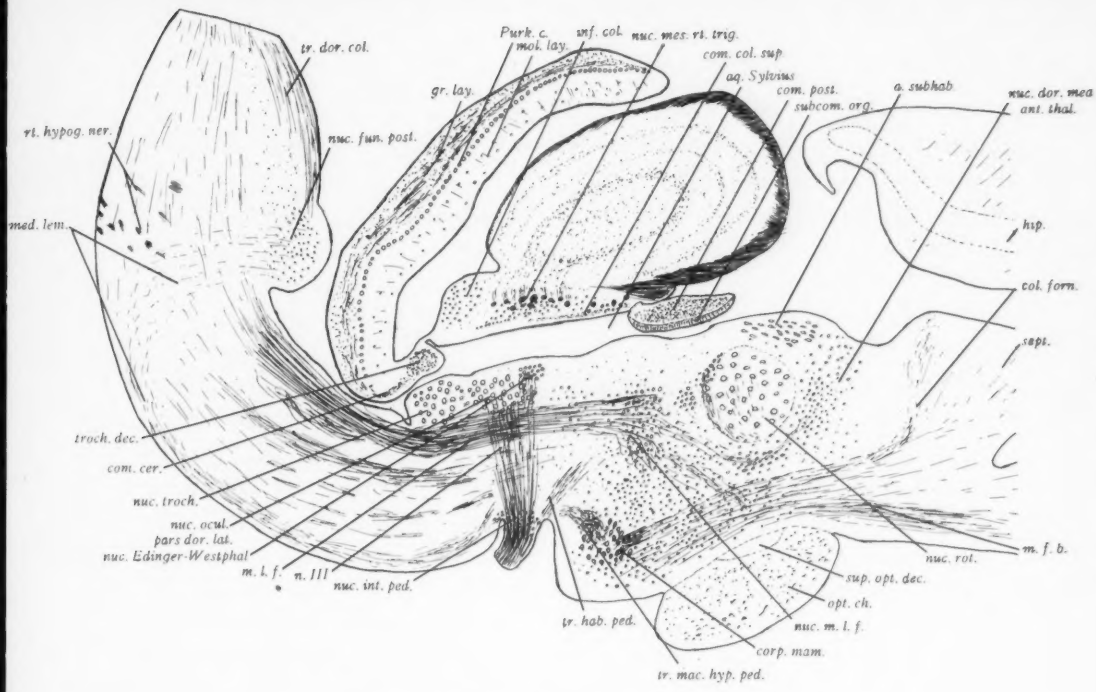


Fig. 31. A section through the midline. × 20.

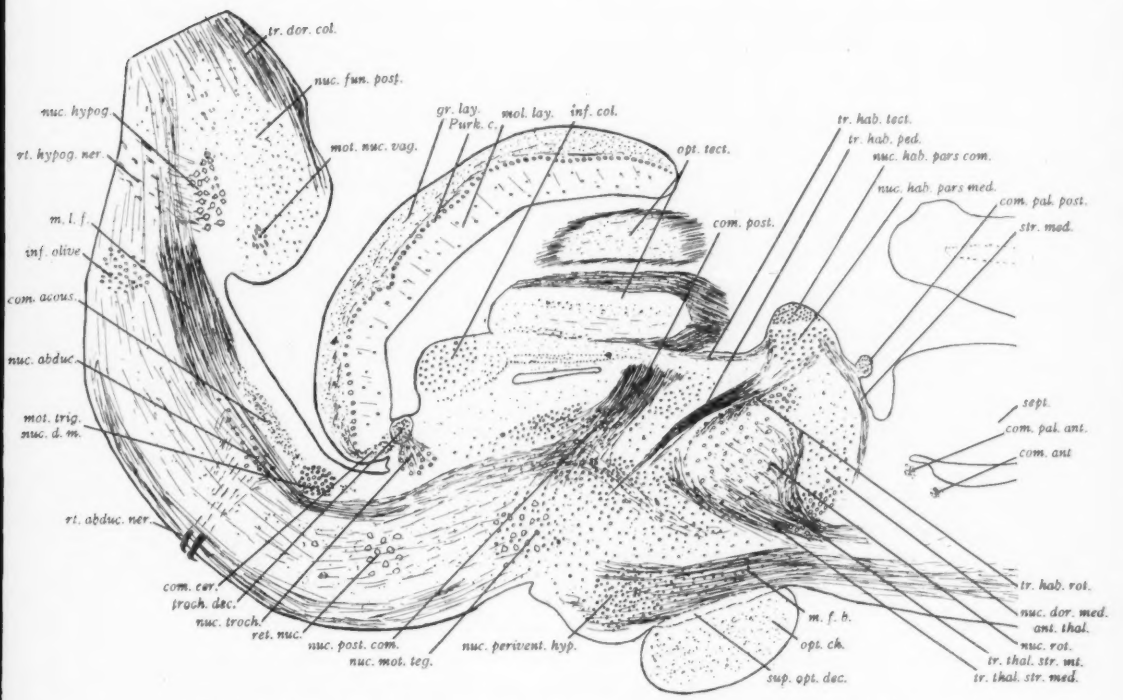


Fig. 32. A section at the level of the tractus habenulo-peduncularis. × 20.

large pathway lies near the midline, beneath the medial longitudinal fasciculus and medial to the uncrossed intermediate tecto-bulbar pathway. The fibres can be traced into the cord.

Brachium quadrigemini posterioris ad ganglion isthmi (figs. 24, 25). In Chameleon this brachium to the ganglion isthmi is very highly developed and forms a very important connection. This tract was shown for Chameleon by KAPPERS ('21, fig. 452) and by JOUSTRA ('18, fig. 1). Nothing will be added to their descriptions.

The tractus isthmio-tectalis et tecto-isthmi (figs. 23, 24, 29, 35). KAPPERS ('12), HUBER and CROSBY ('26) have shown such tracts in reptilia. This is a very broad bundle of fibres connecting the deep layers of the tectum with the dorso-medial surface of the ganglion isthmi. In one transverse series I could follow a well defined bundle of fibres passing from the ganglion isthmi over the dorsal surface of the posterior body, then through the caudal part of the superior tectal commissure into the efferent layer of the tectum.

Tractus isthmio-nucleus profundus mesencephali. As the broad band of fibres passes between the ganglion isthmi and the optic tectum many of them pass through the nucleus profundus mesencephali where many of them terminate. As the nucleus profundus mesencephali has extensive connections with the thalamic nuclei, striatum, the olfactory septal areas, the basal optic root ganglion and the visceral components, the connection with the ganglion isthmi may indirectly bring that large nucleus under the influence of impulses from these diverse centers.

Commissura isthmi (fig. 24). The fibres of this commissure pass from the ganglion isthmi over the dorsal surface of the posterior body where some of the fibres terminate, while others cross the midline to enter the ganglion isthmi of the opposite side.

Commissura colliculi superioris (figs. 20 to 23, 31) was described by KAPPERS ('21), CROSBY ('26), CAIRNEY ('26). In sections containing the most caudal part of the posterior commissure many fibres are easily distinguished from those of the posterior commissure by their fineness and lighter staining. The commissural fibres connect nearly all layers of the tectum.

Fibræ ansulatæ (figs. 17 to 19). The medial longitudinal fasciculus gives off numerous medium sized, light stained fibres which pass ventrally and decussate. The most rostral form the dorsal part of the retroinfundibular decussation. In other reptiles these fibres have been described as crossing immediately posterior to the supraoptic fibres. Chameleon seems to show a variation for the retroinfundibular commissure is far caudal to the optic chiasma. Although only a few fibres are seen in any one section they extend over many sections and taken together form a fair sized system.

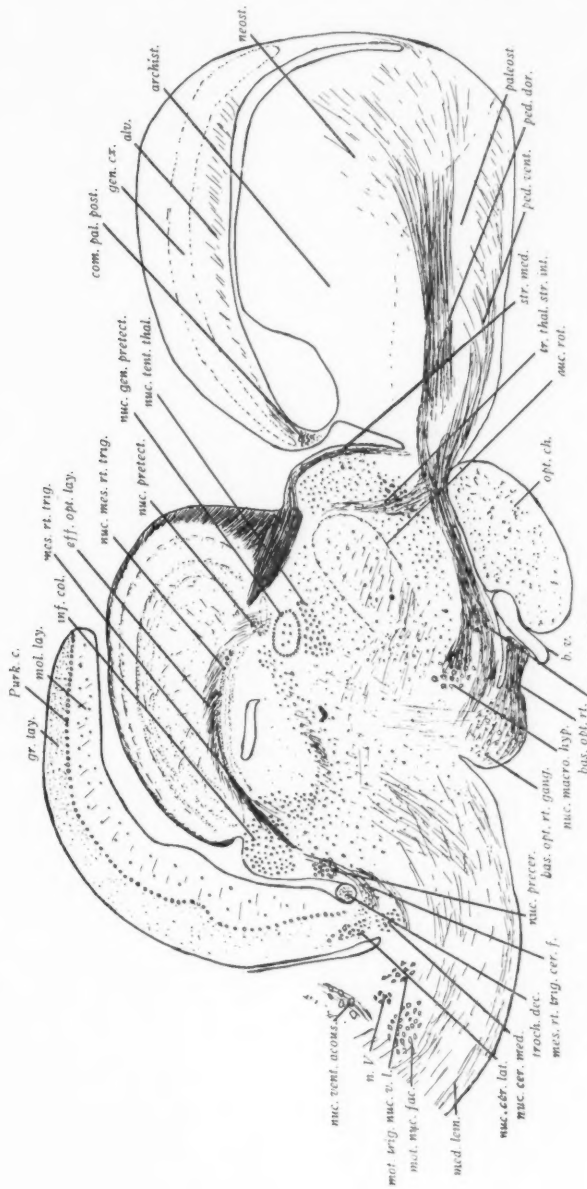


Fig. 33. A figure showing the relation of the ventral peduncle to the nucleus macrocellularis and the nucleus microcellularis hypothalami. × 20.

Fasciculus longitudinalis medialis (figs. 7 to 12, 16 to 27, 31, 32). This fasciculus is very large in Chameleon but as it shows no peculiarities from the previous descriptions of CAJAL ('96) and others nothing will be added in this paper.

VOL. 11 1930

Commissura posterior. This commissure (figs. 8, 20, 21, 31, 32) is composed of a single portion located directly caudal to the habenular nuclei. The most lateral fibres come from the deep layers of the inferior half of the tectum forming a separate dorsal component in certain reptiles but are intermingled with the main commissure in Chameleon. The next fibres originate in the most laterally placed nucleus of the posterior commissure nuclei. These fibres join the tectal fibres and pass to the midline, numerous other fibres seem to take their origin from the tegmentum itself. The middle group of these nuclei gives rise to the major part of the commissure fibres. A fifth group of fibres comes from the ventro-medial nucleus, still other fibres are associated with the medial longitudinal fasciculus. From the various sources enumerated the fibres converge to form a horse shoe shaped commissure. As the fibres are very numerous, compact, and heavily myelinated it forms a very conspicuous commissure.

CAJAL ('96) showed some of the fibres of the posterior commissure really form a T on reaching the medial longitudinal fasciculus and become ascending and descending fibres of that system.

A layer of much lighter stained finer fibres extend from the deep optic layers above the ventricle across the midline directly above the posterior commissure. I do not consider these as the dorsal component of the posterior commissure for they are continuous with fibres forming the commissure of the superior colliculus.

RABL-RÜCKHARD ('94) figured a thickened area of ependymal cells immediately below the posterior commissure which he calls the "Ependymawucherung". A similar sub-commissural structure is seen in Chameleon (figs. 7, 8, 31).

Tractus descendens commissuræ posterioris (figs. 21 to 24). A small tract takes its origin from the ventro-medial nucleus of the posterior commissure, but may have some direct commissural fibres, and turns ventrally to a position directly below the medial longitudinal fasciculus. In its ventral position the tract passes caudally and can be followed back into the anterior part of the medulla.

Fasciculus mesencephalicus periventricularis (fig. 22) is highly developed in the Chameleon. Many fibres of this system pass from the optic tectum, through the periventricular grey, parallel to the radiations of MEYNERT with many collaterals between them. Many mesencephalic periventricular system fibres terminate in the oculomotor nucleus and the trochlear nucleus thereby bringing the optic tectum and these nuclei into relation with each other. More caudally many fibres of this system connect the optic tectum and the posterior quadrigeminal bodies thereby bringing about correlation between optic and auditory impulses. Many of these fibres pass ventro-lateral to the

medial longitudinal system to terminate in the tegmentum. Others pass ventromedial to the medial longitudinal fasciculus to terminate in the interpeduncular region. Anteriorly there is no sharp line of demarkation between this system and the diencephalic periventricular system.

Tractus tecto-cerebellaris (figs. 30, 34) has been described in the frog by KAPPERS ('21) and LARSELL ('23). The only description among the reptiles is that of HUBER and CROSBY ('26) in Chrysemys marginata, they were unable to find it in Alligator. In Chameleon this tract is seen as a fair sized bundle in sagittal series (fig. 30). The fibres pass from the efferent layer of the caudal part of the tectum, over the dorso-lateral surface of the posterior body, then ventrally over its caudal surface and dips under the decussating trochlear nerve where most of the fibres enter the cerebellar commissure. However some fibres go direct to the granular layer immediately beneath the Purkinje cells.

VOL.
11
1930

Visceral pathways (figs. 19 to 21, 23, 28). Although I find a well defined nucleus solitarius and a large highly developed secondary visceral nucleus I am unable to find any connecting fibres. Presumably the tract is unmyelinated as LARSELL found it in the frog. However many well myelinated fibres leave the secondary visceral nucleus and pass medially. Some can be followed almost to the oculomotor and others to the trochlear nuclei, where they lose their myelin sheaths, which is suggestive of a connection between the visceral nucleus and these nuclei. Many of these tertiary visceral fibres could be followed into the medial longitudinal fasciculus. Other tertiary visceral fibres pass rostrally in a lateral position to an area of neuropile bounded above by the tractus opticus lateralis, internally by the nucleus geniculo-pretectalis, and below by the nucleus entopeduncularis and in front of that nucleus by the ventral peduncle of the lateral forebrain bundle. Many of the tertiary fibres terminate in this area which represents a tertiary visceral center. Other fibres turn ventrally to pass between the ventral peduncle and its basal optic root ganglion and terminate in the region of the nucleus periventricularis hypothalami. In sagittal series (fig. 28) a broad system of fine, poorly myelinated fibres extend between the tertiary visceral center and nucleus profundus mesencephali. These may represent quartiary visceral fibres.

Brachium conjunctivum anterior (figs. 22 to 25, 34). The brachium conjunctivum is a well developed pathway in Chameleon seen especially well, in sagittal series, originating from the lateral cerebellar nuclei. The fibres pass ventrally and rostrally along the inner border of the lateral lemniscus where they are cut obliquely. The tract then passes to the midline forming the ventral part of the decussation at the level of the posterior commissure. After decussating the fibres terminate in the red nucleus which is also well developed.

Tractus rubro-spinalis. KAPPERS ('21) describes a rubro-spinal pathway for reptilia. Although the red nucleus is highly developed and receives a tractus strio-rubralis on the one hand and a brachium conjunctivum on the other I am unable to identify a descending tract from this nucleus although I think one is present. The entire region of the nucleus is filled with heavily medullated fibres which may obscure the pathway.

Tractus spino-cerebellaris dorsalis (figs. 24 to 26, 29, 30, 35). This tract passes through the medulla lying in a ventro-lateral position bounded laterally by the descending trigeminal root. The fibres are seen in sagittal sections forming a broad area passing dorso-anteriorly which arches up over the most caudal and lateral part of the nucleus laminaris and go forward between its upper surface and the floor of the fourth ventricle. When followed in transverse sections the entire pathway, at the level of the fourth nerve exit, turns toward the midline directly below the fourth nerve. Almost the entire cerebellar commissure is made up of this decussation although some of the fibres pass to the cerebellum uncrossed. The entire tract enters the lateral part of the stratum granulosum where the fibres can be traced for some distance dorsally and also medially in this layer.

Tractus spino-cerebellaris ventralis (figs. 24 to 26, 35). This tract is located at the ventro-lateral edge of the lateral lemniscus and as the tracts pass at the level of the cerebellum the fibres of the spino-cerebellar tract turn dorsally toward that structure and the lateral lemniscus continues rostrally. Most of the tract decussates through the cerebellar commissure before ending in the granular layer.

Tractus olivo-cerebellaris was figured by KAPPERS in his wall chart of Varanus. In Chameleon there is a well developed inferior olive from which many fibres can be traced forward. However, these fibres become so intermingled with other systems I am unable to follow any into the cerebellum.

Tractus vestibulo-cerebellaris and cerebello-vestibularis (figs. 25, 30, 34). BECCARI ('12), KAPPERS ('21), HUBER and CROSBY ('26) have described these tracts in reptiles. Many fibres are seen in sagittal series passing from the substance of the nucleus laminaris into the cerebellar nuclei and the granular layer. This part might be called tractus lamino-cerebellaris. Ventral to this pathway many fibres pass between the nucleus magnocellularis (DEITER) and the cerebellum. This part might be called tractus Deitero-cerebellaris. Most authors consider these fibres as conducting in both directions.

Tractus vestibulo-spinalis (figs. 30, 34). This tract consists of two parts: a direct vestibulo-spinal part and fibres descending from the nucleus magnocellularis which is the homologue of the Deitero-spinal tract. The direct vestibulo-spinal tract passes caudally in close relation to the descending trigeminal

VOL.
11
1930

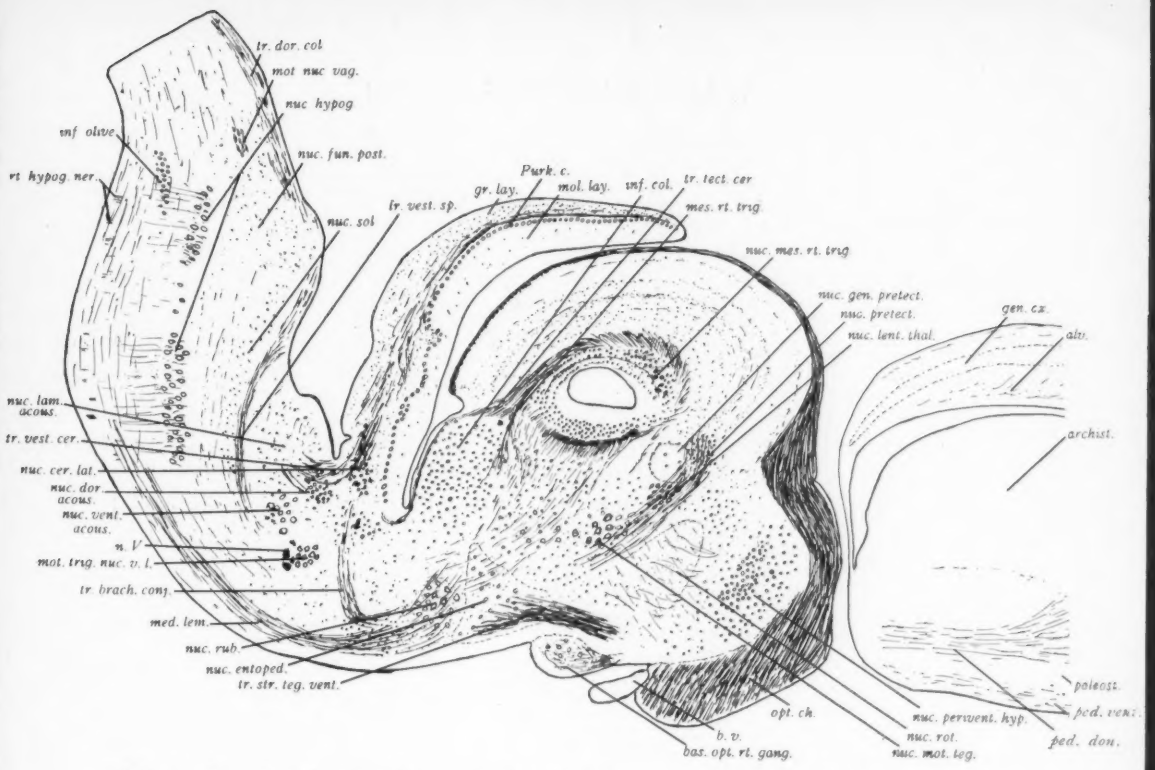


Fig. 34. A section showing the termination of the ventral peduncle in the nucleus entopeduncularis and the extent of the nucleus hypoglossus. × 20.

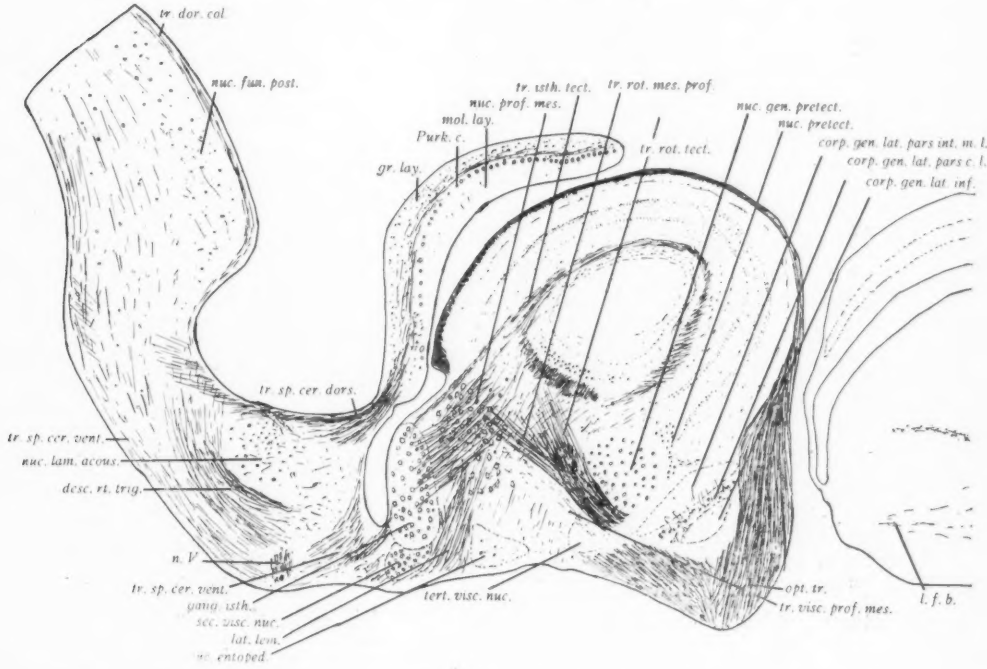


Fig. 35. A figure showing the rotundo-tectal pathway, and various ascending and descending pathways. × 20.

root. The fibres from DEITER's nucleus are large and deeply myelinated and pass from their origin along the under border of the nucleus laminaris caudally and are lost in the upper part of the spinal cord.

Tractus trigemino-cerebellaris (fig. 29) is a small bundle of fibres passing from the sensory trigeminal nucleus into the granular layer of the cerebellum.

Lateral lemniscus (figs. 24 to 26, 28, 29, 35). The lateral lemniscus has been identified in reptilia by many investigators, BECCARI ('12, Lacerta muralis), DE LANGE ('17, Varanus), JOUSTRA ('18, Chameleon), KAPPERS ('21). As JOUSTRA described this pathway in Chameleon nothing will be added to that description.

Trigeminal lemniscus (figs. 29, 30). In Chameleon many fibres originate in the sensory nucleus of the trigeminal which pass ventrally and rostrally are also joined by others from the nucleus of the descending root. The lemniscus can only be followed a short distance before it becomes intermingled with fibres of the medial lemniscus. Although it is probable that some of these fibres reach the thalamus I have no real proof of their place of termination.

Tractus spino-thalamicus (figs. 22 to 26). The fibres of this tract originate in the spinal cord from the posterior horn, then decussate in front of the central canal and pass rostrally directly ventral to the medial longitudinal fasciculus. The tract is bounded internally by the medial raphe, laterally by the intermediate tecto-bulbar uncrossed tract, and ventrally by the crossed tegmento-bulbaris et spinalis pathway. The spino-thalamic fibres are of much smaller caliber than the fibres of the other systems and can be followed rostrally to the level of the posterior part of the thalamus, where the fibres seem to lose their myelin. No fibres were followed directly into the thalamic nuclei.

Medial lemniscus (figs. 22 to 27, 31, 34). Many fibres are seen arising from the entire length of the posterior funiculus from both the more medial cells which are homologous to the nucleus gracilis and the lateral ones the homologue of the nucleus cuneatus. Most of the broad band of fibres course along the periphery, some, however, are deeper placed. Many of the external and some of the internal fibres decussate, then turn rostrally occupying the ventro-medial position of the medulla and midbrain.

The tract is easily followed because of its large size and position. It is bounded above by part of the tractus tegmento-bulbaris et spinalis and laterally by the lateral lemniscus. Rostrally this tract is joined by the trigeminal lemniscus and at the caudal level of the posterior commissure it mingles with the tractus tecto-bulbaris ventralis uncrossed. The lemniscus fibres can be followed to the level of the caudal part of the thalamus where they are lost. None of the fibres were traced into the thalamic nuclei.

DISCUSSION.

The Chameleon olfactory bulb is of the microsmatic type. This dedifferentiation of the bulb is peculiar among previously described reptilia. With the decrease in the use of the olfactory mechanism as a means of detecting prey there has developed an increased effectiveness in the use of the optic system as evidenced by the unusual size of the eyes and their range of movements. It is peculiar that other reptilia such as those lizards living on walls and in trees which depend on insects for their food have not followed a similar course of development.

The septal areas of reptilia have been extensively discussed by previous workers, JOHNSTON ('13), CROSBY ('17), and CAIRNEY ('26). Nothing will be added to those descriptions, except to say a highly developed posterior pallial commissure was found which received many fibres from the cortex usually designated as general cortex by American investigators. If the interpretation of this area is correct then this commissure is the homologue of the corpus callosum. It is strange that the nucleus of the anterior commissure should be lacking as it is found in most reptiles.

VOL.
11
1930

The striatum of Chameleon consists of three parts: paleostriatum, neostriatum, and archistriatum. The paleostriatum receives some olfactory fibres but is primarily associated with the lateral forebrain bundle. Almost the entire ventral peduncle of the lateral forebrain bundle originates in this area and discharges to the many hypothalamic centers: the nucleus entopeduncularis, the nucleus ruber, the tegmentum, the optic tectum, and the nucleus profundus mesencephali. Most investigators consider the ventral peduncle fibres as conducting from the striatum.

The majority of the dorsal peduncle fibres pass through the paleostriatum on their way to the more dorsally placed neostriatum hence a part of the paleostriatum is equivalent to the internal capsule of higher animals. Many of these fibres also terminate in this area thereby bringing it under the influence of the thalamus.

The neostriatum of the present description is differentiated from the paleostriatum inferiorly and the archistriatum caudally by differences in character of its cells, staining qualities of its intercellular substance and its fibre connections. This is a purely somatic area receiving dorsal peduncle fibres from the thalamic nuclei. Although CAJAL ('96) showed fibres to the lateral forebrain bundle originated in the nucleus rotundus he also showed figures of the same animal in which axons are originating from cells in the neostriatum which would indicate some impulses are also conducted toward the thalamus.

The archistriatum is purely olfactory with none of the lateral forebrain fibres reaching it.

Other groups of cells in the striatal region but which are olfactory are the nucleus of the lateral olfactory tract which was very ably described by CROSBY ('17, Alligator), and the ventro-medial nucleus which is at least a part of the amygdaloid complex described and discussed extensively by CAIRNEY ('26, Sphenodon).

The three typical reptilian sheets of cortex were found in the Chameleon. Most investigators agree in considering the medial as hippocampal cortex and the lateral as pyriform cortex, but the interpretation of the dorsal sheet has been the subject of considerable study. One can refer to CROSBY ('17) for a brief history of this controversy and C. J. HERRICK ('10) gives an excellent discussion of the cortex and other parts of the forebrain in their relation to those of other animals. The Chameleon is especially interesting because of the perforating fibres sharply separating the hippocampal from the dorsal cortex. The dorsal cortex also shows some evidence of differentiated motor elements. The ventral part of the dorsal cortex consisting of small round cells appears to be the same as the mantle layer found in the embryonal brain but is here retained in the adult. The dorsal sheet of cortex is not differentiated rostrally and there represents the primordial general cortex in close contact with the neostriatum.

The habenular nucleus is highly developed and consists of three well defined parts: the lateral, the medial, and the commissural. Despite the poor development of the olfactory bulb and its pathways most of the typically reptilian secondary olfactory pathways were identified and traced to the habenula. The habenula also has a thalamic and a tectal connection and hence is an olfacto-somatic correlation center that discharges through an unusually large fasciculus retroflexus to the interpeduncular body.

The dorsal part of the thalamus especially the nucleus rotundus and the nucleus dorso-medialis anterior and to a less extent the other nuclei are highly developed. This high degree of differentiation is due to the variety of impulses with which they are associated such as olfactory from the habenula, optic from the optic tectum, somatic, and perhaps impulses from the spinothalamic tract, and the medial and the trigeminal lemniscus. In addition there is a connection between the nucleus rotundus and the nucleus profundus mesencephali which receives auditory and visceral impulses. Other groups of nuclei located in the thalamic region are the nucleus pretectalis, the nucleus lentiformis thalami, and the nucleus geniculo-pretectalis which is an important relay station between the nucleus rotundus and the optic tectum.

The lateral geniculate bodies in Chameleon are highly differentiated as described by CAJAL ('96). My findings are essentially the same though I am calling the nucleus "interno" of his description nucleus geniculo-pretectalis for it seems to be more of a relay between the thalamus and tectum than a

real part of the lateral geniculate bodies. As stated by other authors these bodies receive terminal and collateral optic fibres. I find these nuclei connected to the optic tectum by three sets of fibres, an anterior, an intermediate and a posterior tract. No connection could be found between the lateral geniculate bodies and the forebrain except a few fibres that seemed to enter the medial forebrain bundle.

The hypothalamic area of Chameleon is very intersting. This area has differentiated into the following nuclei: lateral, ventral, periventricularis, the mammillary bodies, and two round compact areas of cells, a nucleus macrocellularis and a nucleus microcellularis. The hypothalamus receives a large component of the lateral forebrain bundle which I have designated the ventral peduncle after KAPPERS ('21). This component is much larger in Chameleon than figures of other reptiles seem to indicate. The ventral peduncle is associated with the paleostriatum although some fibres from the neostriatum are also in this bundle. A diffuse connection was found with the lateral geniculate bodies and a small tertiary visceral tract was followed to the hypothalamus. The septal areas are brought into relation with the hypothalamus by the medial forebrain bundle. Closely associated with the medial forebrain bundle is the olfactory projection tract of CAJAL and the columns of the fornix. Two descending pathways originate in the hypothalamus, a small tractus mammillo-peduncularis and a crossed tract originating in the nucleus macrocellularis hypothalami which is lost in the interpeduncular region.

The entire optic system of Chameleon is very highly developed. The high development of sight, necessitated by the nature of its prey, has gone hand in hand with a diminution of the olfactory system. The outer layers were found to be primarily associated with incoming optic impulses and the deeper layers are primarily efferent in character though some incoming impulses are received. The optic tectum is by far the most highly differentiated cortex in the reptilian brain. The causes for this differentiation are found in the variety of impulses received such as optic, somatic from the thalamus, perhaps olfactory through a small connection with the habenula, auditory and visceral impulses, indirectly through the nucleus profundus mesencephali. Integration of these various types of impulses except optic takes place before they reach the tectum. However, a marvellous mechanism has developed to correlate these impulses in the tectum. Although a tecto-bulbar system is present many of the efferent optic fibres were found to terminate in the tegmental areas and axons of the tegmental cells carried the impulses to caudal levels even into the spinal cord.

Two other structures located in the mesencephalon but perhaps more closely related to the thalamus are the basal optic root ganglion and nucleus entopeduncularis. The basal optic root ganglion is very large and a number of secondary connections were found not previously described for reptilia.

VOL.
11
1930

These secondary connections are with the medial longitudinal fasciculus, the nucleus profundus mesencephali, the optic tectum, the lateral geniculate bodies, the tegmentum, and the ganglion of the opposite side. The extensive eye movements are apparently associated with the high development of this ganglion, and perhaps the high degree of differentiation of the lateral geniculate bodies.

The nucleus entopeduncularis is located far caudally from its usual position and receives a large part of the ventral peduncle. I am at a loss to understand this caudal displacement and as no large tracts enter it caudally the explanation could not be due to neurobiotaxis.

The nucleus profundus mesencephali is very unique in Chameleon and attains a large size. It receives a variety of impulses, auditory direct from the lateral lemniscus, optic from the tectum and basal optic root ganglion, somatic from the thalamus and the forebrain, and visceral impulses from a tertiary center. This nucleus is intimately associated caudally with the homologue of the inferior colliculus and the homologue of the medial geniculate, rostrally it is in close connection with the optic tectum. The nucleus profundus mesencephali appears to be more than a way station between these centers and may have an important correlating function.

The ganglion isthmi of Chameleon has attracted various workers by its large size and connections. My findings are essentially the same as those of JOUSTRA ('18). The nucleus receives a large component of the lateral lemniscus, and is connected by a large bundle of fibres to the posterior body and therefore is the homologue of the brachium of the corpora posterior or inferior peduncle, there are also indications of a commissura transversa of GUDDEN. I agree with JOUSTRA ('18) and KAPPERS ('21) that the ganglion isthmi is the homologue of the medial geniculate of mammals.

The corpora quadrigemina posterior of Chameleon are not rolled in under the tectum, except its most rostral part, as found in many reptiles, but they form two knob-like projections on either side of the midline at the caudal border of the optic tectum. The posterior body receives lateral lemniscus fibres and is connected to the ganglion isthmi, the nucleus profundus mesencephali, and the optic tectum. These connections suggest a tecto-acoustic correlation center. This nucleus is the homologue of the inferior colliculus of mammals.

The posterior commissure and medial longitudinal fasciculus are practically the same as found in other reptiles and need no further discussion.

A well developed nucleus ruber was found adjacent to the caudal end of the nucleus entopeduncularis. Part of the ventral peduncle fibres passed through the nucleus entopeduncularis and terminated in the nucleus ruber. I have homologized this with the strio-rubral pathway. A fair sized tract was found originating in the lateral cerebellar nucleus which is the homo-

logue of the brachium conjunctivum. No rubro-spinal tract was found although I think it may be present, but intermingled with other fibre systems of this region.

The oculomotor nucleus in Chameleon is differentiated into dorso-lateral and ventro-medial portions. A small celled part located antero-dorsally is homologized with the nucleus of EDINGER-WESTPHAL. Some fibres from each of the two main nuclei decussate before making their exit. The differentiation and crossing of these fibres may be closely associated with the wide range of movements of the eye. The trochlear nucleus shows some differentiation but the nerve shows no departure from that usually found in reptilia.

The cerebellum is long, narrow, curved forward and the three layers, molecular, Purkinje cells, and granular are well differentiated. Two nuclear masses, a medial and a lateral, are located at the base. The lateral gives origin to the brachium conjunctivum. The cerebellum receives the following tracts: the spino-cerebellaris ventralis and a dorsalis, the vestibulo-cerebellar, the trigemino-cerebellar, and the tecto-cerebellar. No ponto-cerebellar system was found in Chameleon. The high development of the cerebellum is due to its mode of living in trees which involves an accurate equilibratory mechanism.

The trigeminal nerve consists of four components, a mesencephalic, a sensory, a motor, and a descending root. The mesencephalic root is similar to that of previously described reptiles, the sensory nucleus is recognized as a distinct entity, and the motor nuclei consists of dorso-medial and ventro-lateral parts. A well defined trigeminal lemniscus passes rostrally from the sensory nucleus and the spinal root but becomes lost among the medial lemniscus fibres.

Nothing unusual was noted in the abducens nerve and nucleus. The facial nucleus is large and may also include components of the glossopharyngeal nerve. The motor root of the facial after passing rostrally near the medial longitudinal fasciculus turns laterally to make its exit with the trigeminal. A small sensory component was traced to the fasciculus solitarius. No ninth nerve fibres were identified.

Fibres from the internal ear structures enter the medulla by two roots. Three nuclei, dorsalis or angularis, laminaris, and magno-cellularis or DEITERS receive the fibres from the acoustic nerve and all three contribute fibres to the lateral lemniscus. A direct vestibulo-spinal tract was found, also a vestibulo-spinal path from the nucleus magno-cellularis, and a vestibulo-cerebellar. The findings are essentially the same as those of HOLMES ('03, Alligator) and JOUSTRA ('18, Chameleon).

Motor and sensory roots of the vagus were identified. The motor cells form a long column of small irregular cells above the hypoglossal nucleus and the sensory fibres entered the fasciculus solitarius. As is usual in reptilia the spinal accessory nerve is lacking. The hypoglossal nucleus of Chameleon

VOL. 11 1930

is more highly differentiated than that of any previously described reptile. The Chameleon is able to protrude its long proboscis like tongue six inches or more and catch its prey. Undoubtedly the high development of the hypoglossal nucleus is associated with this very unusual activity of the tongue.

A well defined nucleus and fasciculus solitarius were found receiving sensory fibres from the facial and vagus nerves. No secondary visceral fibres were found probably due to lack of myelin. A secondary and also a tertiary visceral center was found connected by fibre tracts. A bundle of fibres could be followed from the tertiary center to nucleus profundus mesencephali.

The posterior funiculi are large and contain nuclear masses homologous to the nucleus gracilis and nucleus cuneatus of mammals. Large fibre tracts from lower levels of the spinal cord were found which are homologous to the tracts gracilis and cuneatus of higher forms. Many fibres were traced from the nuclei to a tract homologized as the medial lemniscus of mammals. Another tract originating caudal to the medial lemniscus comes from fibres starting in the dorsal horn and like the medial lemniscus is lost a short distance caudal to the thalamus. The latter tract may be the spino-thalamic of mammals. The final proof for either of these systems would be the finding of their fibres actually terminating in the thalamic nuclei.

SUMMARY.

1. The olfactory bulb is microsmatic being less differentiated than in many birds.
2. The three sheets of cortex are differentiated into a dorso-medial, hippocampal; a dorsal, general with some evidence of the medial part being motor; and a lateral, the pyriform cortex.
3. The large ventral peduncle of the lateral forebrain bundle was found connecting the paleostriatum and the hypothalamic region, and the dorsal peduncle was found associated with the neostriatum and the thalamic nuclei.
4. A posterior pallial commissure was found, though it is lacking in many reptilia, and was interpreted as the homologue of the corpus callosum.
5. The habenular nucleus is highly developed and the fasciculus retroflexus extremely large.
6. The thalamic nuclei are well developed, especially the nucleus rotundus and the nucleus dorso-medialis anterior which contribute most of the fibres to the dorsal peduncle. Most of the thalamic nuclei are connected to the tectum and there is some evidence they receive both medial lemniscus and spinothalamic fibres.

7. The hypothalamus is highly differentiated. Two new nuclear masses were identified, a nucleus macrocellularis, and a nucleus microcellularis, both of which were closely associated with the ventral peduncle of the lateral forebrain bundle. The nucleus macrocellularis gives rise to a crossed tract that enters the interpeduncular region. The medial part of the hypothalamus receives medial forebrain fibres and components from the lateral geniculate bodies. Visceral fibres were also traced into the hypothalamus.
8. A tractus prethalamo-hypophyseos was identified.
9. Three divisions of the lateral geniculate body were found.
10. A large nucleus geniculo-pretectalis was identified, that is an important relay station between the nucleus rotundus and the optic tectum.
11. A large caudally placed nucleus entopeduncularis received a large part of the ventral peduncle. Other ventral peduncle components terminate in the tegmentum, the nucleus profundus mesencephali, the optic tectum, and the nucleus ruber.
12. A large basal optic root ganglion was identified having a number of secondary connections.
13. The optic tectum gives origin to a tecto-bulbar system but many of the tectal fibres terminate in the tegmentum and the impulses are relayed to the medulla by a highly developed tegmento-bulbar system.
14. A large nucleus profundus mesencephali was identified. This nucleus receives auditory, visceral, somatic, and optic impulses and apparently is an important correlation center.
15. The ganglion isthmi is very large and on the basis of its fibre connections is considered the homologue of the medial geniculate body.
16. The corpora quadrigemina posterior are well developed and on the basis of their position and connections are homologized with the inferior colliculi.
17. A nucleus ruber was found and a small but significant tract was identified which is the homologue of the strio-rubral system. The nucleus received a large brachium conjunctivum but no rubro-spinal tract was found.
18. A nucleus of EDINGER-WESTPHAL was found associated with the dorso-lateral part of the oculomotor nucleus. Many of the oculomotor fibres are crossed.
19. A large secondary visceral nucleus was identified and several tertiary visceral pathways were described.
20. Two basal cerebellar nuclei were found from one of which a well defined brachium conjunctivum originates.
21. The hypoglossal nucleus has a very high degree of differentiation.
22. The posterior funiculi are large, and contain cells and receive tracts homologous to the gracilie and cuneata. Fibres originating in these nuclei

VOL.
11
1930

reach the vicinity of the thalamic nuclei and are homologized with the medial lemniscus.

23. Another ascending pathway originating in the cord also reaches levels near the thalamus. This may be the spinothalamic tract of mammals.

ABBREVIATIONS FOR ALL FIGURES.

alv., alveus.
ant. olf. nuc., anterior olfactory nucleus.
ant. rt. bund., anterior root bundles of the acoustic.
aq. Sylvius, aqueduct of Sylvius.
archist., archistriatum.
archist. pars lat., archistriatum, pars lateralis.
archist. pars med., archistriatum, pars medialis.
arc. f., arcuate fibres.
a. subhab., area subhabenularis.
a. vent. med. ant. thal., area ventro-medialis anterior thalami.
bas. opt. rt., basal optic root.
bas. opt. rt. gang., basal optic root ganglion
b. v., blood vessel.
brach. quad. post. isth., brachium quadrigemini posterioris ad isthmum.
cbl., cerebellum.
cer. hem., cerebral hemisphere.
col. corp. gen. lat., optic collateral fibres to the lateral geniculate body.
col. for., columna fornicis.
com. acous., commissura acoustica.
com. ans., commissura ansulata.
com. ant., commissura anterior.
com. ant. pars epist., commissura anterior, pars epistriatica.
com. col. sup., commissura colliculi superioris.
com. cer., commissura cerebellaris.
com. hab., commissura habenularum.
com. isth., commissura isthmi.
com. pal. ant., commissura pallii anterior.
com. pal. post., commissura pallii posterior.
com. post., commissura posterior.
com. post. pars vent., commissura posterior, pars ventralis.
com. bas. opt. rt. gang., commissure of the basal optic root ganglion.
c. t., connective tissue.
corp. gen. lat. pars inf., corpus geniculatum laterale, pars inferior.
corp. gen. lat. pars int., corpus geniculatum laterale, pars intermedius.
corp. gen. lat. pars int., c. l., corpus geniculatum laterale, pars intermedius cell layer.
corp. gen. lat. pars int. m. l., corpus geniculatum laterale, pars intermedius molecular layer.
corp. gen. lat. pars. sup., corpus geniculatum laterale, pars superior.
corp. mam., corpus mammillare.
dec. sec. acous. f., decussating secondary acoustic fibres.
dec. ocul., decussatio oculomotorius.
dec. teg., decussatio tegmentalis.
dec. brach. conj., decussation of the brachium conjunctivum.
desc. rt. trig., descending root of the trigeminal.
eff. opt. lay., efferent optic layer.
emin. teres, eminentia Teres.
epi., epithelium.
fas. dien. peri., fasciculus diencephalicus periventricularis.
m. l. f., fasciculus longitudinalis medialis.
fas. mes. peri., fasciculus mesencephalicus periventricularis.
fib. ans., fibræ ansulatæ.
fib. tang., fibræ tangentiales.
fimb., fimbria.
fis. hip., fissura hippocampi.
gang. isth., ganglion isthmi.
gang. semilunar., ganglion semilunaris.
gen. cx., general cortex.
gen. cx. pars lat., general cortex, pars lateralis.
gen. cx. pars med., general cortex, pars medialis.
gran. lay., granular layer.

gran. c., granule cells.
hab., habenula.
hip., hippocampus.
hip. p. d., hippocampus, pars dorsalis.
hip. p. d. m., hippocampus, pars dorso-medialis.
hypop. pars int., hypophysis, pars intermedia.
hypop. pars nerv., hypophysis, pars nervosa.
hyp., hypothalamus.
inf. col., inferior colliculus.
inf. olive, inferior olive.
int. lat. a., intermedio-lateral area.
l. f. b., lateral forebrain bundle.
l. f. b. pars dors., lateral forebrain bundle, pars dorsalis.
l. f. b. pars vent., lateral forebrain bundle, pars ventralis.
lat. lem., lateral lemniscus.
m. f. b., median forebrain bundle.
med. lem., medial lemniscus.
mes. rt. trig., mesencephalic root of the trigeminal.
mes. rt. trig. cer. f., mesencephalic root of the trigeminal to the cerebellum.
mol. lay., molecular layer.
mot. nuc. fac., motor nucleus of the facial nerve.
mot. nuc. vag., motor nucleus of the vagus.
mot. rt. fac., motor root of the facial nerve.
mot. rt. trig., motor root of the trigeminal nerve.
mot. rt. vag., motor root of the vagus nerve.
mot. trig. nuc. d. m., motor trigeminal nucleus dorso-medialis.
mot. trig. nuc. v. l., motor trigeminal nucleus ventro-lateralis.
l. pir., lobus piriformis.
N III., oculomotor nerve.
N IV., trochlear nerve.
N V., trigeminal nerve.
N VI., abducens nerve.
N VII., facial nerve.
N X., vagus nerve.
N XII., hypoglossal nerve.
neost., neostriatum.
neost. pars lat., neostriatum, pars lateralis.
neost. pars med., neostriatum, pars medialis.
nuc. abduc., nucleus abducens
nuc. acc., nucleus accumbens.
nuc. cer. lat., nucleus cerebellaris lateralis.
nuc. cer. med., nucleus cerebellaris medialis.
nuc. com. pal. ant., nucleus commissuræ pallii anterioris.
nuc. com. pal. post., nucleus commissuræ pallii posterioris.
nuc. diag. b., nucleus of the diagonal band of Broca.
nuc. dor. acous., nucleus dorsalis acousticus.
nuc. dor. com. post., nucleus dorsalis commissuræ posterioris.
nuc. dor. lat. ant. thal., nucleus dorso-lateralis anterior thalami.
nuc. dor. med. ant. thal., nucleus dorso-medialis anterior thalami.
nuc. entoped., nucleus entopeduncularis.
nuc. fun. post., nucleus funiculi posterioris.
nuc. gen. pretect., nucleus geniculo-pretectalis.
nuc. hab. pars com., nucleus habenularis, pars commissuralis.
nuc. hab. pars lat., nucleus habenularis, pars lateralis.
nuc. hab. pars med., nucleus habenularis, pars medialis.
nucl. hypog., nucleus hypoglossus.
nuc. int. ped., nucleus interpeduncularis.
nuc. inters. com. post., nucleus interstitialis commissuræ posterioris.
nuc. lam. acous., nucleus laminaris acousticus.
nuc. lat. hyp., nucleus lateralis hypothalami.
nuc. lent. mes., nucleus lentiformis mesencephali.
nuc. lent. thal., nucleus lentiformis thalami.
nuc. macro. hyp., nucleus macrocellularis hypothalami.
nuc. med. ant. thal., nucleus medialis anterior thalami.
nuc. micro. hyp., nucleus microcellularis hypothalami.
nuc. mot. teg., nucleus motorius tegmenti.
nuc. ocul. pars dor. lat., nucleus oculomotorius pars dorso-lateralis.
nuc. ocul. pars vent. med., nucleus oculomotorius pars ventro-medialis.
nuc. desc. rt. trig., nucleus of the descending root of the trigeminal.

VOL. 11 1930

nuc. diag. b., nucleus of the diagonal band of Broca.
nuc. m. l. f., nucleus of the medial longitudinal fasciculus.
nuc. mes. rt. trig., nucleus of the mesencephalic root of the trigeminal.
nuc. Edinger-Westphal, nucleus of Edinger-Westphal.
nuc. post. com., nucleus of the posterior commissure.
nuc. perivent. hyp., nucleus periventricularis hypothalami.
nuc. post. cent. thal., nucleus postero-centralis thalami.
nuc. precer., nucleus precerebellaris.
nuc. preopt., nucleus preopticus.
nuc. pretect., nucleus pretectalis.
nuc. prof. mes., nucleus profundus mesencephali.
nuc. rot., nucleus rotundus.
nuc. rub., nucleus ruber.
nuc. sep. lat., nucleus septo-lateralis.
nuc. sep. med., nucleus septo-medialis.
nuc. sol., nucleus solitarius.
nuc. supraopt., nucleus supraopticus.
nuc. tr. olf. lat., nucleus tractus olfactorius lateralis.
nuc. troch., nucleus trochlearis.
nuc. vent. acous., nucleus ventralis acousticus.
nuc. vent. com. post., nucleus ventralis commissuræ posterioris.
nuc. vent. hyp., nucleus ventralis hypothalami.
nuc. vent. med., nucleus ventro-medialis.
olf. proj. tr., olfactory projection tract of Cajal.
olf. tub., olfactory tubercle.
opt. ch., optic chiasm.
opt. tect., optic tectum.
opt. tr., optic tract.
opt. vent., optic ventricle.
paleost., paleostriatum.
ped. dor., pedunculus dorsalis.
ped. vent., pedunculus ventralis.
p. o., pineal organ.
post. rt. acous., posterior root of the acoustic.
post. rt. bund., posterior root bundles of the acoustic.
prim. gen. cx., primordial general cortex.
prim. hip., primordial hippocampus.
Purk. c., Purkinje cells.
rad. Meynert, radiation of Meynert.
ret. nuc., reticular nucleus.
rt. abduc. ner., roots of the abducens nerve.
rt. hypog. ner., roots of the hypoglossal nerve.
sec. acous. f., secondary acoustic fibres.
sec. visc. nuc., secondary visceral nucleus.
sens. nuc. trig., sensory nucleus of the trigeminal.
sens. rt. fac., sensory root of the facial.
sens. rt. trig., sensory root of the trigeminal.
sens. rt. vag., sensory root of the vagus.
sept., septum.
str. med., stria medullaris.
str. med. acous., stria medullaris acoustica.
subcom. org., subcommissural organ.
subvent. l. pars dors., subventricular layer, pars dorsalis.
s. a. v., sulcus angulus ventralis.
s. f. d., sulcus fimbrio-dentatus.
s. int., sulcus interstriaticus.
sup. olive, superior olive.
sup. opt. dec., supraoptic decussation.
supravent. l., supraventricular layer.
tegmen., tegmentum.
tert. visc. nuc., tertiary visceral nucleus.
tert. visc. tr., tertiary visceral tract.
third vent., third ventricle.
tr. dor. col., tracts of the dorsal column.
tr. brach. conj., tractus brachium conjunctivum.
tr. cort. hab. med. ant., tractus cortico-habenularis medialis anterior.
tr. cort. hab. med. post., tractus cortica-habenularis medialis posterior.
tr. cort. rot., tractus cortico-rotundus.
tr. dien. peri. tect., tractus diencephalicus periventricularis tectalis.
tr. gen. hyp., tractus geniculo-hypothalamicus.
tr. gen. tect. pars ant., tractus geniculo-tectalis, pars anterior.
tr. gen. tect. pars int., tractus geniculo-tectalis, pars intermedius.
tr. gen. tect. pars post., tractus geniculo-tectalis, pars posterior.
tr. hab. ped., tractus habenulo-peduncularis.
tr. hab. rot., tractus habenulo-rotundus.

tr. hab. tect., tractus habenulo-tectalis.
tr. isth. tect. cruc., tractus isthmio-tectalis cruciatus.
tr. isth. tect., tractus isthmio-tectalis et tecto-isthmi.
tr. isth. nuc. troch., tractus isthmio-nucleus trochlearis.
tr. mac. hyp. ped., tractus nucleus macrocellularis hypothalamo-peduncularis.
tr. olf. hab. med., tractus olfacto-habenularis medialis.
tr. opt. fas. med. long., tractus optico-fasciculus medialis longitudinalis.
tr. opt. gen., tractus optico-geniculatus.
tr. opt. gen. pretect., tractus optico-geniculo-pretectalis.
tr. opt. lent. mes., tractus optico-lentiformis mesencephali.
tr. opt. nuc. ocul., tractus optico-oculomotorius.
tr. opt. prof. mes., tractus optico-profundus mesencephali.
tr. opt. sup. opt. dec., tractus optico-supra-optic decussation.
tr. opt. tect., tractus optico-tectalis.
tr. opt. lat., tractus opticus lateralis.
tr. opt. med., tractus opticus medialis.
tr. post. com. desc., tractus descendens commissuræ posterioris.
tr. præthal. hyp., tractus præthalamo-hypophyseos.
tr. rot. gen. pretect., tractus rotundo-geniculo-pretectalis.
tr. rot. mes. prof., tractus rotundo-mesencephalicus profundus.
tr. rot. tect., tractus rotundo-tectalis.
tr. sp. cer. dor., tractus spino-cerebellaris dorsalis.
tr. sp. cer. vent., tractus spino-cerebellaris ventralis.
tr. sp. thal., tractus spino-thalamicus.
tr. str. mac. hyp., tractus strio-macrocellularis hypothalami.
tr. str. mes. prof., tractus strio-mesencephalicus profundus.
tr. str. rub., tractus strio-rubralis.
tr. str. tect., tractus strio-tectalis.
tr. str. teg. vent., tractus strio-tegmentalis ventralis.
tr. tect. bulb. dors. non cruc., tractus tecto-bulbaris dorsalis, non cruciatus.
tr. tect. bulb. inter. non cruc., tractus tecto-bulbaris intermedius, non cruciatus.
tr. tect. bulb. vent. non cruc., tractus tecto-bulbaris ventralis, non cruciatus.
tr. tect. cer., tractus tecto-cerebellaris.
tr. tect. gen. pretect., tractus tecto-geniculo-pretectalis.
tr. tect. pretect., tractus tecto-pretectalis.
tr. tect. prof. mes., tractus tecto-profundus mesencephali.
tr. tect. rot., tractus tecto-rotundus.
tr. tect. teg., tractus tecto-tegmentalis.
tr. teg. bulb. cruc., tractus tegmento-bulbaris et spinalis cruciatus.
tr. thal. cort. ant., tractus thalamo-corticalis anterior.
tr. thal. str. int., tractus thalamo-striatalis intermedius.
tr. thal. str. lat., tractus thalamo-striatalis lateralis.
tr. thal. str. med., tractus thalamo-striatalis medialis.
tr. trig. cer., tractus trigemino-cerebellaris.
tr. tub. cort., tractus tuberculo-corticalis.
tr. vest. cer., tractus vestibulo-cerebellaris et cerebello-vestibularis.
tr. vest. sp., tractus vestibulo-spinalis.
tr. visc. m. l. f., tractus viscero-fasciculus longitudinalis medialis.
tr. visc. prof. mes., tractus viscero-profundus mesencephali.
trig. lem., trigeminal lemniscus.
troch. dec., trochlear decussation.
vl. a. (l. c.), ventro-lateral large celled area.
vl. a. (s. c.), ventro-lateral small celled area.

LITERATURE CITED.

ANDERSON, J. 1926. Alum carmine for counterstaining Weigert-Pal preparations. The Jour. of Path. and Bact., vol. 29.

BAGLEY, C., and RICHTER, C. P. 1924. Electrically excitable region of the forebrain of the alligator. Arch. Neur. and Psychiat., vol. 11.

VOL. 11 1930

BECCARI, NELLO. 1912. La costituzione, i nuclei terminali e le vie di connessione del nervo acustico nella Lacerta muralis. Arch. Ital. Anat. ed Embriol., vol. 10.

— 1914. Il IX, X, XI, e XII, pajo di nervi cranici e i nervi cervicali negli embrioni di Lacerta muralis. Arch. Ital. Anat. ed Embriol., vol. 13.

— 1922. Studi comparativi sulla struttura del Rombencefalo. Arch. Ital. Anat. ed Embriol., vol. 19.

— 1922. La natura del ganglio ottico basale o ectomammillare del l'Edinger, i fasci discendenti genicolare e pretettale ed i loro nuceli interstiziali nei Rettili. Monit. Zool. Ital., vol. 33.

— 1923. Il centro tegmentale o interstiziale ed altre formazioni poco note nel mesencefalo e nel diencefalo di un rettile. Arch. Ital. Anat. ed Embriol., vol. 20.

BLACK, DAVIDSON. 1920. The motor nuclei of the cerebral nerves in phylogeny. Part III. Reptilia. Jour. Comp. Neur., vol. 32.

DE BURLET, H. M. 1929. Zur vergleichenden Anatomie der Labyrinthinnervation. Jour. Comp. Neur., vol. 47.

BURR, HAROLD SAXTON. 1928. The central nervous system of Orthagoriscus mola. Jour. Comp. Neur., vol. 45.

CAIRNEY, JOHN. 1926. A general survey of the forebrain of Sphenodon punctatum. Jour. Comp. Neur., vol. 42.

CRAIGIE, E. HORNE. 1928. Observations on the brain of the humming bird. Jour. Comp. Neur., vol. 45.

CROSBY, Elizabeth C. 1917. The forebrain of Alligator mississippiensis. Jour. Comp. Neur., vol. 27.

DART, R. A. 1920. A contribution to the morphology of the corpus striatum. Jour. Anat., vol. 55.

DITMAR. 1926. The Reptile Book. New York.

EDINGER, L. 1896. Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. III. Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges., Bd. 19.

— 1899. Idem. IV. Studien über das Zwischenhirn der Reptilien. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges., Bd. 20.

GISI, JULIA. 1907. Das Gehirn von Hatteria punctata. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 25.

GROSS, J. 1903. Die Sehnervenkreuzung bei Reptilien. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 17.

HERRICK, C. J. 1910. The morphology of the forebrain in Amphibia and Reptilia. Jour. Comp. Neur., vol. 20.

— 1917. The internal structure of the midbrain and thalamus of Necturus. Jour. Comp. Neur., vol. 28.

HERRICK, C. L. 1890. Notes upon the brain of the alligator. Jour. Cin. Soc. of Nat. Hist., vol. 12.

HINES, MARION. 1923. The development of the telencephalon in Sphenodon punctatum. Jour. Comp. Neur., vol. 35.

VAN HOEVELL, J. J. L. D. 1911. Remarks on the reticular cells of the oblongata in different vertebrates. Proc. Kön. Acad. v. Wetensch., vol. 13^2.

— 1916. The phylogenetic development of the cerebellar nuclei. Proc. Kön. Acad. v. Wetensch., vol. 18^3.

HOLMES, G. M. 1903. On the comparative anatomy of the nervus acusticus. Trans. of the Roy. Irish Acad., vol. 32.

HUBER, G. C., and CROSBY, E. C. 1926. On thalamic and tectal nuclei and fibre paths in the brain of the American alligator. Jour. Comp. Neur., vol. 40.

HUBER, G. C., and CROSBY, E. C. 1929. The nuclei and fibre paths of the avian diencephalon, with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centers and connections. Jour. Comp. Neur., vol 48.

INGVAR, SVEN. 1918. Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns. Folia Neurobiol., Bd. 11.

JOHNSTON, J. B. 1905. The radix mesencephalica trigemini. The ganglion isthmi. Anat. Anz., Supplement, Bd. 27.

— 1913. The morphology of the septum, hippocampus, and pallial commissures in reptiles and mammals. Jour. Comp. Neur., vol. 23.

— 1915. The cell masses in the forebrain of the turtle, Cistudo carolina. Jour. Comp. Neur., vol. 25.

— 1916. Evidence of a motor pallium in the forebrain of reptiles. Jour. Comp. Neur., vol. 26.

— 1916. The development of the dorsal ventricular ridge in turtles. Jour. Comp. Neur., vol. 26.

— 1923. Further contributions to the study of the evolution of the forebrain. Jour. Comp. Neur., vol. 36.

JOUSTRA, N. 1918. Over de Homologie van het Ganglion Isthmi. Psychiat. en Neurolog. Bladen, Amsterdam, Bd. 22.

KAPPERS, C. U. A. 1906. The structure of the teleostean and selachian brain. Jour. Comp. Neur., vol. 16.

— 1912. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis. VII. Die phylogenetische Entwicklung der motorischen Wurzelkerne in Oblongata und Mittelhirn. Folia Neurobiol., Bd. 6.

— 1920—1921. Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. Abt. I und II. Haarlem.

— Tabulæ Anatomo-Comparativæ Cerebri. Amsterdam.

KAPPERS, C. U. A., and THEUNISSEN, W. F. 1908. Die Phylogenese des Rhinencephalons, des Corpus striatum und der Vorderhirnkommissuren. Folia Neurobiol., Bd. 1.

DE LANGE, S. J. 1910. The descending tracts of the corpora quadrigemina. Folia Neurobiol., Bd. 3.

— 1911. Das Vorderhirn der Reptilien. Folia Neurobiol., Bd. 5.

— 1912. The red nucleus in reptiles. Proc. Kön. Acad. v. Wetensch., vol. 14^2.

— 1913. Das Zwischenhirn und das Mittelhirn der Reptilien. Folia Neurobiol., Bd. 7.

— 1917. Das Hinterhirn, das Nachhirn und das Rückenmark der Reptilien. Folia Neurobiol., Bd. 10.

LARSELL, O. 1923. The cerebellum of the frog. Jour. Comp. Neur., vol. 36.

— 1924. The nucleus isthmi of the frog. Jour. Comp. Neur., vol. 36.

— 1926. The cerebellum of reptiles; lizards and snake. Jour. Comp. Neur., vol. 41.

LOEWENTHAL, N. 1894. Contribution à l'étude du lobe olfactif des reptiles. Jour. de l'Anat. et Physiol., T. 30.

LUBOSCH, W. 1899. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Ursprung und die Phylogenese des N. accessorius Willisi. Arch. f. Mikr. Anat., Bd. 54.

MEYER, ADOLF. 1892. Über das Vorderhirn einiger Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55.

OSBORN, H. F. 1887. The origin of the corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the vertebrata. Morph. Jahrb., Bd. 12.

PALMGREN, AXEL. 1921. Embryological and morphological studies on the midbrain and cerebellum of vertebrates. Acta Zool., vol. 2.

RABL-RÜCKHARD, H. 1894. Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 58.

VOL. 11 1930

RAMON CAJAL, P. 1896. Estructura del encefalo del camaleon. Rev. Trim. Microg., T. 1.

— 1896. Las cèiulas estrelladas de la capa molecular del cerebelo de los reptiles. Rev. Trim. Microg., T. 1.

— 1897. El fasciculo longitudinal posterior en los reptiles. Rev. Trim. Microg., T. 2.

SMITH, G. ELLIOT. 1903. On the morphology of the cerebral commissures in the Vertebrata with special reference to an aberrant commissure found in the forebrain of certain reptiles. Trans. Linnean Soc. of London, 2nd ser., Zool., vol. 8.

— 1910. The Arris and Gale Lectures on some problems relating to the evolution of the brain. The Lancet, Jan. 1, 15, and 22.

— 1919. A preliminary note on the morphology of the corpus striatum and the origin of the neopallium. Jour. Anat., vol. 53.

UNGER, L. 1906. Untersuchungen über die Morphologie und Faserung des Reptiliengehirnes. I. Das Vorderhirn des Gecko. Anat. Hefte v. Merkel und Bonnet, Abt. 1, Bd. 31.

VAN VALKENBURG, C. T. 1911. On the mesencephalic nucleus and root of the N. Trigeminus. Proc. Kön. Acad. v. Wetensch., vol. 14[1].

WATKINSON, G. B. 1906. The cranial nerves of Varanus bibitatus. Morph. Jahrb., Bd. 35.

WEINBURG, ERNST. 1928. The mesencephalic root of the fifth nerve. A comparative anatomical study. Jour. Comp. Neur., vol. 46.

WILLARD, W. A. 1915. The cranial nerves of Anolis carolinensis. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, vol. 59.

VOL.
11
1930